Die Schwimmblasen von Corethra

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät

der Universität Leipzig

vorgelegt von

Gerhard v. Frankenberg
aus Braunschweig

Jena 1915

Die Schwimmblasen von Corethra

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät

der Universität Leipzig

vorgelegt von

Gerhard v. Frankenberg
aus Braunschweig

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

Jena 1915

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Steche und Pfeffer.

Leipzig, den 29. September 1914.

Der Procancellar.
Kirchner.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 35. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. 1915.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Schwimmblasen von Corethra.

Biologische und morphologische Studien über ihre Funktion und Beiträge zur Physiologie des geschlossenen Tracheensystems.

Von

Gerhard v. Frankenberg.

Mit 16 Abbildungen im Text.

Inhalt.

Seite

Einleitung 506
I. Die Probleme 508
II. Die ausgewachsene Larve 510
a) Allgemeines 510
b) Morphologie des Tracheensystems 513
c) Chemisch-physikalische Eigenschaften der Blasenwand . . 522
d) Verhalten der Tracheenblasen bei Druckänderung . . . 528
e) Verhalten der Larven bei Luftmangel 533
f) Gasblasenbildung bei Unterdruck 539
g) Widerstandskraft gegen Gifte, Hunger u. a. 541
III. Die Füllung und das Wachstum der Blasen 543
a) Entwicklung bis zum Verlassen des Eies 543
b) Erste Füllung der Blasen 544
c) Anzahl der Häutungen 550
d) Wachstum der Blasen 553
e) Neufüllung künstlich geleerter Blasen 568
IV. Die Puppe 572
a) Morphologisches 572
b) Experimente mit Puppen 577

Seite
V. *Mochlonyx* 583
VI. Versuch einer Theorie der Atmung bei geschlossenem Tracheensystem 586
VII. Ergebnisse 590
Literaturverzeichnis 592

Abkürzungen im Text.

Tb.	Tracheenblase	*lv.*	linke Vorderblase
Vb.	Vorderblase	*rh.*	rechte Hinterblase
Hb.	Hinterblase	*lh.*	linke Hinterblase
rv.	rechte Vorderblase		

Einleitung.

Die Larve der Büschelmücke (*Corethra*, neuerdings *Sayomyia*) gehört zu den eigenartigsten Vertretern der Insectenwelt im deutschen Süßwasser. Ihre wundervolle Durchsichtigkeit, ihr massenhaftes Auftreten und eine offenbar nicht genug bekannte Widerstandskraft gegen Hunger, Luftmangel und Gifte machen sie zu einem „klassischen Objekt" für biologische Untersuchungen. Woran es liegt, daß man ihr so wenig Beachtung geschenkt hat, kann ich nicht sagen.

Ich erinnere kurz an Bau und Lebensweise des Tieres. Offenbar von mehr *Culex*-artigen Vorfahren abstammend, hat die *Corethra*-Larve in dem Maße, wie sie sich an eine hauptsächlich aus Daphnien und *Cyclops* bestehende Nahrung gewöhnte, auffallende Veränderungen in Form und Funktion ihrer meisten Organe erfahren. Der Kopf ist nach vorn zu einem schmalen Stirnfortsatz verlängert, welcher die beiden kräftigen, zu Greifhaken umgewandelten Fühler trägt. Das Atemrohr, das dem 11. Segment dorsal aufsitzt, ist zu einer kurzen Schuppe zurückgebildet, denn das Tier hat sich von der Luftatmung unabhängig gemacht. Im Zusammenhang damit steht die weitgehende Rückbildung der bei *Culex* so mächtigen Tracheen, von denen fast nichts geblieben ist als 2 Paar lufterfüllte Säcke, eins in der Brust und eins im 10. Segment.

Mit Hilfe dieser Luftsäcke schwebt das Tier wagerecht und regungslos im Wasser. Sein spezifisches Gewicht ist gleich dem der Umgebung, und es ist daher in der Lage, mit Muskelbewegungen ungemein sparsam umzugehen, wodurch sicherlich erst die ungewöhnlich starke Verminderung des Tracheensystems ermöglicht wurde.

Während die übrigen pelagischen Tiere rhythmische Aufwärtsbewegungen machen müssen (*Daphnia*) oder sich bestenfalls durch fallschirmartige Einrich tungen gegen zu schnelles Sinken schützen können (*Leptodora*), kommt hier also ein ganz anderes Prinzip zur Anwendung.

Dieses Insect, das es nach Wesenberg's Untersuchungen fertig bringt, 30—40 m tief unter dem Wasserspiegel dänischer Seen sein Leben zu führen, hat sich Teile des charakteristischsten Insectenorgans, der Tracheen, bewahrt und schwebt mit ihrer Hilfe mühelos über der Tiefe.

Wie alle pelagischen Tiere, ist auch die *Corethra*-Larve ungemein durchsichtig geworden, und besonders die jüngeren Tiere würde man kaum entdecken, wenn nicht ihre Luftsäcke bei seitlicher Beleuchtung silbern aufglänzten.

In der erwähnten wagerechten Stellung im Wasser liegend, lauert die *Corethra* auf Beute. Außer Herz und Darm bewegt sich keins ihrer Organe. Kommt aber ein Futtertier in die Nähe ihrer offenbar sehr kurzsichtigen Augen, so hackt sie sofort mit einem seitlichen Schlag ihres muskulosen Körpers nach ihm. Die übliche Darstellung, wonach sie „wie ein Hecht auf ihre Beute stößt", ist unrichtig. Die Nahrung gelangt in den Vorderdarm (Pharynx) und wird hier, soweit möglich, durch das Secret der Speicheldrüsen verflüssigt. Nur dieser flüssige Nährsaft wird in den Darm aufgenommen, während die unverdaulichen Chitinteile des Beutetieres, ähnlich dem Gewölle der Raubvögel, wieder ausgestoßen werden, und zwar geschieht dies, indem der Pharynx durch den Druck der Körpermuskulatur ausgestülpt wird.

Gliedmaßen fehlen, außer am Kopf, völlig. Zur Fortbewegung dient ein vertikales Ruder, das ventral am 12. (letzten) Segment sitzt und aus rund 20 starken, langen Fiederborsten besteht, die mit je zwei kurzen Schenkeln in der Haut verankert sind. Außerdem trägt das letzte Segment 4 Analanhänge, über deren Zweck, soviel ich weiß, nichts bekannt ist.

Auch die Puppe schwebt frei im Wasser, indes nicht wagerecht, sondern wie alle Culicidenpuppen senkrecht. Sie ist ebenfalls ungemein durchsichtig. Auf ihre komplizierten Schwebeinrichtungen und ihre Atmung gehe ich später noch ein.

Corethra überwintert nicht, wie viele andere Mücken, als Imago, sondern als Larve, was bei den weitgehenden Anpassungen an das Wasserleben nicht wundernehmen kann. Die Geschlechtsdrüsen

bilden sich schon auffallend früh in der Larve aus, in der Puppe erreichen die Eier bereits fast ihre volle Größe, und das Leben der Imago ist demgemäß äußerst kurz.

Die Larven, welche den Winter unter dem Eise zubrachten, verpuppen sich in unseren Breiten etwa im März und April. Anfang Mai fand ich eierlegende Imagines, und die von ihnen abstammende Generation verließ gegen Ende Juni die Puppenhülle und laichte dann alsbald. Ob auch die Anfang Juli auskriechenden Larven sich noch im selben Jahre verpuppen, kann ich nicht angeben.

Mein Material stammte aus einem Tümpel in der Nähe des Fregeteichs (Leipzig), und die Imagines gehörten, soweit sie bestimmt wurden, der Species *plumicornis* an.

Es war schon lange mein Wunsch, zur Lösung der Fragen, von denen ich im nächsten Abschnitt sprechen werde, beizutragen, und ich war daher meinem verehrten Lehrer, dem Herrn Geheimrat Prof. Dr. CHUN, sehr dankbar, daß er mich darin bestärkte, diese Untersuchungen aufzunehmen, die ich von Oktober 1913 bis Juli 1914 im Leipziger Zoologischen Institut ausführte. Nach seinem mir sehr schmerzlichen Tode war es besonders Herr Privatdozent Dr. STECHE, der mir bei den mannigfach auftauchenden Schwierigkeiten theoretischer und praktischer Natur mit Rat und Tat zur Seite stand. Ihm sowie Herrn Prof. Dr. WOLTERECK und Herrn Privatdozent Dr. HEMPELMANN, die mich mehrmals mit Literatur versorgten, möchte ich auch öffentlich dafür herzlich danken. Auch meinem Freunde GÜNTHER BOCK bin ich für tatkräftige Unterstützung zu Dank verpflichtet.

I. Die Probleme.

Der Bau und die Lebensweise der *Corethra*, wie ich sie in der Einleitung kurz schilderte, geben mancherlei Rätsel auf. Die wunderbarste Eigenschaft des Tieres schien mir zu sein, daß sein spezifisches Gewicht sich immer gleich bleibt, trotz Wachstum, Häutungen, Nahrungsaufnahme und -abgabe. Die Nahrung der Larven, mit Ausnahme der ganz jungen, besteht hauptsächlich aus Daphnien und *Cyclops*, welche bekanntlich schwerer als Wasser sind. Infolgedessen werden die Corethren, wenn sie gefressen haben, merklich schwerer und sinken in schräger Lage, mit dem Vorderende nach unten. Nach kurzer Zeit indessen, während der sie sich bemühen, durch Körperbewegungen in der alten Höhe zu bleiben, ist die Gewichtzunahme wieder ausgeglichen, und die Larven schweben

wie zuvor. Ich nahm mir vor, zu ermitteln, auf welchem Wege diese Regulierung vor sich geht.

Noch merkwürdiger fast schien mir die Fähigkeit der Tiere, sich bei verändertem Luftdruck wieder ins Gleichgewicht zu bringen. Läßt man nämlich auf das Gefäß, in dem die Larven sich befinden, einen stärkeren Druck als eine Atmosphäre wirken, so wird die Luft in den Tracheenblasen zusammengepreßt, die Blasen verkleinern sich meßbar, und die Tiere sinken. Umgekehrt dehnen sich die Blasen, und die Tiere werden zu leicht, wenn man den Druck verringert. Die *Corethra*-Larve zeigt also hierin völlig dasselbe Verhalten wie ein Cartesianischer Taucher. Das Auffallende ist nun, daß die Tiere nach einiger Zeit sowohl bei Über- wie bei Unterdruck ihr normales spezifisches Gewicht wieder erlangen und trotz des veränderten Druckes schweben, also in diesem Punkte durchaus wie Fische zu reagieren scheinen.

Krogh hat diese Verhältnisse untersucht und ist zu dem Schlusse gekommen, daß es sich nicht wie bei den Fischen um Gassecretion handle, sondern daß die Tracheenblasen den „ballast tanks of a submarine boat" vergleichbar seien: „If the animal becomes too heavy, water is pumped out of them and if it becomes too light, it is pumped in, until equilibrium with the water is restored."

Als mir die Krogh'sche Arbeit zu Händen kam, hatte ich bereits eine große Anzahl von Versuchen mit Druckänderung vorgenommen und wußte, daß die Tb. der Tiere sich in Unterdruck, nachdem die Dehnung einige Stunden gedauert hat, wieder verkleinern. Deshalb und weil sich normalerweise, was übrigens auch Krogh zugibt, nie Wasser in den Tb. findet, hielt ich die von dem trefflichen dänischen Forscher gegebene Erklärung dieser Regulation nicht für befriedigend und hoffe, daß es mir gelungen ist, eine bessere zu finden.

Ferner stellte ich mir die Frage, auf welche Weise die erste Füllung der Tb. erfolge, die im Ei bekanntlich noch mit Flüssigkeit gefüllt sind. Meinert, der Einzige, der meines Wissens die jungen Larven genauer beobachtete, hat die Füllung der Luftsäcke nie zu sehen bekommen und gibt nur an, sie müsse ziemlich schnell erfolgen, denn sie sei vor sich gegangen, während ihm das Tier auf einen Augenblick aus dem Gesichtsfelde gekommen sei (p. 415).

Auch wünschte ich zu wissen, in welcher Weise die Luft in den Tb. sich vermehrt und wie überhaupt die Wand der Tb. zu wachsen imstande ist. Zugleich hielt ich es für nötig, zu unter-

suchen, wie es komme, daß das Blut die Luft in den Blasen nicht aufzehrt.

Noch unentschieden war auch die Frage, woher die Luft stammt, mit deren Hilfe die Puppe von *Corethra* sich schwebend hält. Es lagen hierüber die widersprechendsten Angaben vor. Nach WEISMANN erfolgt die Füllung des Tracheensystems der Puppe direkt aus der Luft, und zwar läßt er sie durch die beiden Stigmenkiemen (Nackenrohre) geschehen, von denen bei Besprechung der Puppe noch die Rede sein wird. MEINERT dagegen, um nur diesen einen Namen zu nennen, ist der Ansicht, daß zur Füllung der Luftbehälter der Puppe nur die in den Tb. der Larve enthaltene Luft diene. Beide Hypothesen schienen mir zu früher gemachten Beobachtungen nicht zu passen, denn erstens erfolgt die Verpuppung und Füllung sämtlicher Luftbehälter unter Wasser und bei Abschluß von der Oberfläche, und zweitens ist die in den Tb. enthaltene Luftmenge zu gering, um das gesamte Tracheensystem der Puppe zu füllen.

Endlich interessierten mich allgemein die Atmungsvorgänge bei den Insecten mit geschlossenem Tracheensystem. Ich sagte mir, daß die bisherige Erklärung, wonach in den Tracheen ein Austausch von O_2 gegen CO_2 stattfinden soll, nicht genügen würde, da es sich bei den Tracheen dieser Tiere fast durchweg um ungemein enge Röhren handelt, in denen man sich allenfalls einen Strom in einer Richtung, z. B. von außen nach innen, nicht aber eine hinreichend rasche Diffusion zweier Gase denken kann.

Meine Untersuchungen über die Atmung der Wasserinsecten können freilich kaum beanspruchen, mehr als eine Anregung zu sein, denn sie erstrecken sich hauptsächlich auf die Larve und Puppe von *Corethra*, und ich habe nur wenige andere Larven zu Experimenten herangezogen.

Es zeigte sich dabei übrigens, daß die Frage nach der Art der Atmung bei *Corethra* aufs engste mit einigen der anderen oben skizzierten Probleme zusammenhängt.

II. Die ausgewachsene Larve.

a) Allgemeines.

Aus Gründen der Übersichtlichkeit beginne ich nicht mit der Schilderung des Verhaltens frisch aus dem Ei geschlüpfter Tiere,

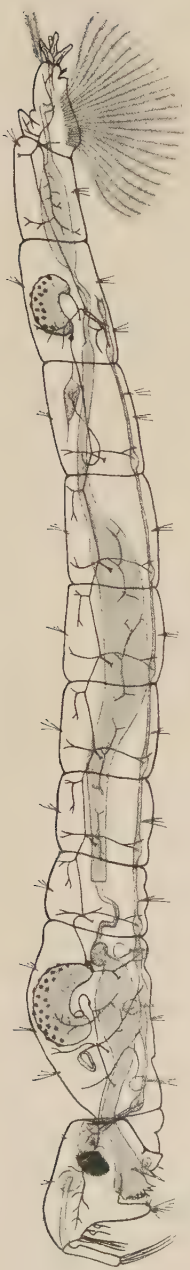

Fig. A. *Corethra*-Larve in der letzten Haut. ♂, Habitusbild. Zugleich Übersicht des Tracheensystems. 16 : 1.

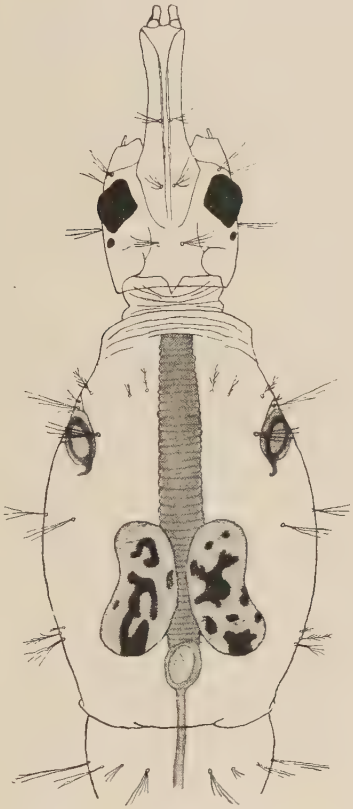

Fig. B.
Corethra, letzte Haut, Vorderende von oben. Zeichenokular. 28,2 : 1.

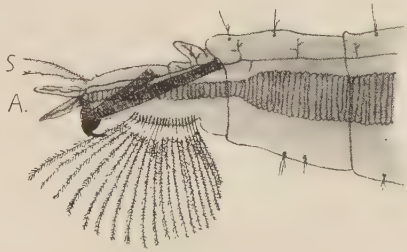

Fig. C.
Hinterende einer Larve in der letzten Haut (von rechts). Zeichenokular. 26 : 1.
A Analanhänge. *S* Schwanzborsten.

sondern mit der Beschreibung der ausgewachsenen Larven (Fig. A). Das entspricht auch besser dem tatsächlichen Gang meiner Untersuchungen, denn ich habe mich von Oktober 1913 bis April 1914 fast ausschließlich mit Tieren beschäftigt, die sich in der letzten Larvenhaut befanden.

Auf diesem Stadium überwintern sie. Ich stellte im Keller des Instituts einige große Aquarien auf, in denen sich die Larven bei ca. 10° vorzüglich hielten, ohne sich zu verpuppen, und so war ich den ganzen Winter hindurch mit Material sehr reichlich versorgt.

Es kann nicht meine Aufgabe sein, hier eine ausführliche Morphologie der Larve zu liefern. Ich verweise auf die immer noch unübertroffene Arbeit WEISMANN's und beschränke mich im wesentlichen darauf, kurz diejenigen Organe zu beschreiben, welche ich im Folgenden noch des öfteren erwähnen muß.

Corethra ist im Vergleich zu *Culex* sehr schlank. Besonders ist der Kopf auffallend schmal (Fig. B) und, wie erwähnt, in einen Stirnfortsatz mit starken Raubfühlern ausgezogen. Unmittelbar hinter den Fühlern trägt die verlängerte Stirn ventral ein unpaares Bündel „schilfblattähnlicher Borsten" (WEISMANN) und 2 gezähnelte Plättchen, die offenbar als verbreiterte Borsten aufzufassen sind. Über den Zweck dieser Anhänge, die übrigens den jungen Larven fehlen (Näheres Abschnitt IIIc), habe ich nichts ermitteln können.

Weiter hinten folgt die muskulöse Oberlippe, die beim Freßakt sehr stark beteiligt ist, und die kräftigen, dornentragenden Mandibeln. Die beiden Maxillenpaare erscheinen als kleine, spitze Dornen.

Die Nebenaugen liegen getrennt von den großen zusammengesetzten Augen, die viel stärker und besser entwickelt sind, als es sonst bei Larven der Fall zu sein pflegt.

Der Darmkanal sondert sich scharf in Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm. Das hintere Drittel des Vorderdarmes trägt innen viele nach vorn gerichtete gelbe Chitinzähnchen, und da, wo er in die ungemein enge Speiseröhre übergeht, sperrt eine Art von Reuse größeren Nahrungsteilchen den Weg. Sie mengt außerdem die Nahrung im Vordarm durcheinander, indem sie von Zeit zu Zeit plötzlich wie ein Blasebalg zusammenklappt. Am Eingang in den Mitteldarm fand ich einen wohlausgebildeten Proventrikel mit 4 langen bedornten Fortsätzen, die sich in den Darm hinein erstrecken und zwischen denen die Nahrung hindurch muß. Ich vermute, daß dieser Einrichtung eine Ventilwirkung zukommt.

Wie die Nahrung verarbeitet wird, habe ich schon in der Einleitung erwähnt. Daß *Corethra* unter Umständen auch pflanzliche Nahrung zu sich nimmt, halte ich nicht für so unwahrscheinlich wie Meinert. Wenigstens sah ich nicht selten den Darm mit grünem Inhalt erfüllt, und einmal fand ich eine Larve, deren Vordarm mit grünen Fadenalgen vollgestopft war, die ihr aus dem Munde heraushingen. Doch da das Tier außerdem einen kleinen *Cyclops* gefressen hatte und nach kurzer Zeit den gesamten Inhalt des Vordarms unverdaut ausspie, so könnte es sein, daß ihm die Algen aus Versehen in den Schlund geraten waren.

Kannibalismus ist bei *Corethra* häufig, doch möchte ich glauben, daß sie meist nur die kranken Artgenossen frißt. Auffallend ist jedenfalls, wie gut sich sowohl im Freien als in Aquarien ganz junge Larven zwischen den alten halten können, ohne gefressen zu werden.

In Fig. C bilde ich das Hinterende ab, um zu zeigen, wie das Steuerruder und die „Schwanzborsten“ bei der ausgewachsenen Larve aussehen, und ferner des paarigen Hakens wegen, der, soviel ich weiß, noch nicht beschrieben ist. Er ist dadurch merkwürdig, daß er den jüngsten Larven fehlt und daß er mit Hilfe der in der Figur angegebenen Muskeln fast völlig zurückgezogen werden kann und auch normalerweise stets zurückgezogen getragen wird. Leiser Druck auf den Körper des Tieres bringt ihn zur Ausstülpung. Ich erwähne das, weil es ein Mittel ist, zu erkennen, ob in der Leibeshöhle erhöhter Druck herrscht.

Über den Haken befindet sich ein ganzes System feiner Kämme von kompliziertem Bau, die in 10 Reihen übereinander angeordnet sind. Zweifellos liegt hier ein Analogon zu den Hakenkranzfüßen der *Chironomus*-Larve vor, wozu aber das Tier diese Einrichtung und die Haken besitzt, habe ich nicht untersucht.

Die Geschlechter differieren etwas in der Größe. Von 30 am 18. Mai 1914 untersuchten Larven, die im Keller überwintert hatten und kurz vor der Verpuppung standen, waren 16 ♀ und 14 ♂. Ihre Durchschnittslänge (ohne Analanhänge) betrug: ♂ 10,2 mm, ♀ 11,5 mm.

b) Morphologie des Tracheensystems.

Von dem Einfluß der ungewöhnlich stillen Lebensweise von *Corethra* auf die Ausbildung ihrer Atmungsorgane habe ich schon

gesprochen. Das Trancheensystem ist geschlossen, denn funktionsfähige Stigmen fehlen der Larve völlig.

Der ganze Körper wird von zwei ungemein feinen Tracheenlängsstämmen durchzogen, die für gewöhnlich nicht mit Luft gefüllt sind und daher von vielen Autoren übersehen oder als solide Stränge beschrieben wurden. Sie werden bedeutend dicker, und ihr Lumen wird vollkommen deutlich, wenn der Augenblick der Verpuppung heranrückt. Daß aber die Längsstämme tatsächlich schon am Tage des Ausschlüpfens vorhanden und sogar funktionsfähig sind, werde ich in Abschnitt IIIb noch zu zeigen haben.

In diese Längsstämme sind die Tb. (Tracheenblasen) eingeschaltet, eine Tatsache, die von WEISMANN übersehen, indes von MEINERT, PALMÉN und anderen richtig erkannt wurde. Auch diese Verhältnisse werden kurz vor der Verpuppung viel deutlicher.

Die Tb. sind wurstähnliche pralle Schläuche, die vollkommen mit Luft erfüllt sind. Sie liegen ungefähr parallel der Längsachse des Körpers und sind in stets gleicher Weise nach unten eingerollt. Während nämlich die nach innen zu gerichteten Enden, also die Hinterenden der Vb. und die Vorderenden der Hb., ziemlich wenig gekrümmt sind, zeigen die äußeren Enden aller Blasen eine kräftige Einrollung (Fig. A). Die Entdeckung dieser Gesetzmäßigkeit gab mir ein bequemes Mittel, bei verlagerten oder durch Präparation isolierten Tb. die beiden Enden auf den ersten Blick zu unterscheiden.

Der einfachste Weg, die Größe der Tb. ungefähr anzugeben, ist die Messung ihrer Längsachse in Dorsalansicht. Diese wächst zwar nicht genau in demselben Verhältnis wie der Inhalt, indes dürfte die Annäherung recht gut sein, da die Dicke der Tb. keinen großen Schwankungen unterworfen ist. Je mehr freilich der Tag der Verpuppung heranrückt, um so ungenauer wird die Messung, denn die Blasen rollen sich ein, und der durch die Messung gewonnene Wert für die Längsachse fällt natürlich zu klein aus. Diese Fehlerquelle ist nicht zu vermeiden, kann aber die Resultate natürlich nur quantitativ, nicht qualitativ beeinflussen.

Die vorderen Tb. sind beträchtlich größer als die hinteren, was sich daraus erklärt, daß sie den breiten Thorax und den schweren Kopf zu tragen haben.

Ebenso haben die ♂ wegen ihrer geringeren Größe kleinere Tb. als die ♀. Außer der Größe dürfte hier auch das bedeutendere Gewicht der weiblichen Gonaden eine Rolle spielen. Die fol-

genden Angaben sind das Mittel aus den Messungen an je 10 Tieren beider Geschlechter:

	♂	♀
Vorderblasen	633 μ	869 μ
Hinterblasen	501	671

Die Messungen wurden am 16. Juni 1914 an Tieren der 1. Sommergeneration (Anfang Mai geschlüpft) vorgenommen, die sich alle auf einem gewissen Stadium kurz vor der Verpuppung befanden. Die Durchschnittszahlen für die Körperlänge ergaben: ♂ 9,88 mm, ♀ 11,46 mm.

Folgende Eigentümlichkeit der Tb. finde ich zwar von einigen Autoren kurz gestreift, aber in ihrer Regelmäßigkeit nie erkannt. Am Hinterende der Vb. und am Vorderende der Hb., also nach innen zu, besitzen die Tracheencapillaren, welche von den Blasen ausgehen und als die Längsstämme anzusehen sind, je eine zwiebelförmige Anschwellung, die beim lebenden Tier stets lufterfüllt und nach oben umgeklappt ist (Fig. D). Zugleich ist die Tracheenmatrix hier verdickt. Ich nenne diese Anschwellungen Bulbi. Außer den 4 hier erwähnten, deren Lumen unmittelbar in das der Tb. übergeht, gibt es noch einen Bulbus jederseits, der in regelmäßigem Abstand in eine vom Vorderende der Vb. ausgehende luftgefüllte Capillare eingeschaltet ist. Die Spitze des Bulbus ist, wie in den anderen Fällen so auch hier, von der Blase, zu der er gehört, abgekehrt.

Fig. D. Bulbus am Vorderende einer Hinterblase. Luftinhalt dunkel. Zeichenokular. 300:1.

Ich hielt die Bulbi zuerst für eine Art Ventile, aber da sich nie Belege für ihre Ventilfunktion finden ließen, so lasse ich diese Deutung fallen. Immerhin scheint es, daß sie mit dem Abschluß der Tb. etwas zu tun haben, denn die Capillaren, in die ihre Spitze sich fortsetzt, sind regelmäßig luftleer, mit Ausnahme der Capillaren am Vorderende der Vb., die sowohl vor als hinter dem Bulbus mit Luft gefüllt sind. Ferner ist auffällig, daß diejenigen Blasenausläufer, welche keine Bulbi besitzen, sich unter der Haut verästeln.

Vielleicht empfiehlt es sich, im Anschluß hieran zu erwähnen, daß man Tb., die aus dem Körper des Tieres herausgenommen sind, nicht als offen ansehen darf, obwohl ihre Ausläufer durchgerissen

sind. Dehnt sich nämlich die in solcher Tb. eingeschlossene Luft, so bringt sie die Blase eher zum Platzen, als daß sie durch die feinen Capillaren austritt. Ich nehme an, daß die zarten Wände der Capillaren beim Zerreißen zusammenschnurren und dadurch einen Verschluß herstellen. —

Besonders die Hb. liegen nicht immer so regelmäßig im Körper, wie es oben beschrieben wurde, sondern man findet manchmal Larven, bei denen eine oder auch beide Hb. um 90° gedreht sind und auf der Seite liegen, so daß man in Dorsalansicht ihre nierenförmige Gestalt sieht. Auch kommt es vor, daß eine Hb. fast doppelt so groß wie die andere ist. Das Schwebvermögen war jedoch in allen diesen Fällen nicht gestört.

Nicht unerwähnt lassen möchte ich den „Fettkörper" unter den Vb., eine Anzahl sehr großer Öltropfen, die in ein lockeres Gewebe eingeschlossen sind, welches mit der Matrix der Vb. stets eng verbunden ist und vielleicht auch genetisch zusammenhängt. Ich bin ebensowenig wie WEISMANN (p. 111) und WIELOWIEJSKI über den Zweck dieser Fettkugeln ins klare gekommen. Sie fehlen den jungen Larven.

Die Intima der Tb. zeigt die übliche Struktur starker Tracheen, sie ist mit den als „Spiralfäden" bekannten Verdickungen versehen. Nur besteht eine interessante Abweichung vom Typus darin, daß der konvexe Rücken der Tb. weit mehr Spiralfäden besitzt als die kürzere Innenseite. Denn längst nicht alle Fäden reichen ganz um die Blase herum, sehr viele laufen auf ihren Flanken in eine Spitze aus oder entspringen aus dem Nachbarfaden.

Am Rücken der Blase kommen auf 100 μ etwa 25 Spiralfäden, indes bei sehr alten Tieren liegen die Spiralfäden oft noch weiter auseinander, so daß auf 100 μ manchmal nur 17 von ihnen kommen. Bemerkenswert ist, daß die Spiralen nur in der Mitte der Blasen diese Zahlen ergeben; an den beiden Enden liegen sie ganz bedeutend enger.

Schnitte durch die Tb. zeigen, daß die Blasenwand ungemein dick und jeder Spiralfaden fast doppelt so hoch wie breit ist (Fig. E). Die Schicht, in der die Spiralfäden liegen, ist auf den Schnitten gar nicht erhalten oder wenigstens absolut nicht gefärbt. Ob die Spiralfäden, wie MACLOSKIE meint, durch einen Faltungs- und Verdickungsprozeß entstehen, konnte ich nicht direkt entscheiden, glaube aber, daß sie mehr sind als bloß verdickte Falten, da Verschiedenes darauf hindeutet, daß die Zwischenschicht, welche sie verbindet, in

Hinsicht auf Struktur und chemische Zusammensetzung von ihnen verschieden ist. Doch werde ich hierauf erst im nächsten Abschnitt eingehen.

Die Lage der Tb. im Körper trägt sehr zur Erhöhung seiner Stabilität bei, denn, wie Fig. A wohl zu zeigen geeignet ist, liegen sie infolge einer leichten Durchbiegung des Abdomens oberhalb seines Schwerpunkts. Besonders die Vb. liegen so hoch, daß sie den Thorax dorsal etwas vorwölben. Diese freie Lage ermöglicht recht genaue Messungen und Beobachtungen der Tb.

Die erwähnte ventrale Einrollung der Tb. sieht man von oben her nicht, indes zeigen besonders die Vb. alter Tiere in Dorsalansicht eine schwach halbmondförmige, nach außen offene Krümmung. Ein Bild hiervon gibt Fig. B.

Die Tb. sind in ihrer Umgebung durch zarte und schwer zu beobachtende Zellenstränge verankert, die Pouchet „tractus“ nennt. Dieser Forscher beschreibt auch gewisse Bewegungen der Vb. um eine Achse, die quer unter ihnen hindurchgehen würde. Sie werden,

Fig. E.

Wand einer Vorderblase. Längsschnitt, 10 μ. Gefärbt mit Zelof. Hämatoxylin und Eosin. Zeichenokular 494 : 1.

soweit man sehen kann, durch Bewegungen der benachbarten Organe, besonders des Pharynx, hervorgerufen und sind wohl ohne Bedeutung für die Physiologie der Tb., zumal sie an den Hb. nie zu beobachten waren.

Etwas wichtiger mag die Rolle des Pigments sein, das sich stets auf der Dorsalseite der Tb., und nur dort, aufgelagert findet. Es besteht aus ziemlich groben, dunkelbraunen Körnchen, die in einer Schicht von polygonalen Zellen liegen. Diese Zellenschicht, die wohl den Namen eines Peritoneums verdient, bedeckt die Matrix der Tb. und ist für gewöhnlich schlecht zu erkennen. Das Pigment ist meist in der Mitte jeder Zelle zu einem schwarzbraunen Fleck vereint, so daß die Tb. gesprenkelt erscheinen (Fig. A), kann aber auch zu netzförmigen Figuren zusammenfließen, wie es Fig. B zeigt, und ist dann tiefschwarz. Andererseits vermag es sich so sehr auszudehnen, daß es die Zellen des Peritoneums völlig erfüllt und nun

deren Zellgrenzen als feine weiße Striche hervortreten. In diesem Falle ist es bräunlich. Werden viele Tiere eng zusammengehalten oder ist das Wasser faulig, so dehnt sich ihr Pigment aus und wird ganz hell.

Ferner ist das Pigment sicher lichtempfindlich. Im allgemeinen dehnt es sich bei Belichtung aus und kontrahiert sich im Dunkeln. Da seine Ausbreitung aber auch noch von anderen Faktoren, so z. B. der Temperatur, abzuhängen scheint, so war der Einfluß des Lichts nicht immer gleich deutlich.

Da das Pigment nur auf der Oberseite der Tb. liegt, so soll es vielleicht ihren durch totale Reflexion erzeugten Silberglanz verdecken und das Tier dadurch weniger auffallend machen. Tatsächlich sieht man Tiere, deren Pigment durch künstlichen Eingriff zerstört ist (vgl. Abschnitt III e), leichter als andere, ob sie aber ihren Feinden schneller zum Opfer fallen, habe ich nicht untersucht. An einen Schutz der Matrix vor schädlichen Strahlen hat man wohl kaum zu denken.

Gegen Ende der Larvenzeit wandert ein Teil der Pigmentzellen, wie es scheint, amöbenartig kriechend, auf die um diese Zeit sehr in die Dicke wachsenden Längsstämme aus, und bei der Puppe sind die Haupttracheen auf ihrem ganzen Laufe von Pigment begleitet.

Fig. A soll zugleich auch einen Überblick über das gesamte Tracheensystem der ausgewachsenen Larve geben. Die beiden Längsstämme, von denen die Figur nur einen darstellt, verlaufen, seitlich gesehen, zickzackförmig. In jedem Segment liegt ein tiefster Punkt ziemlich weit vorn, und zwar gerade an der Stelle, wo die hauptsächlichsten Tracheenäste sich abzweigen. Ein Ast wendet sich dorsal und verästelt sich unter der Haut, ein anderer verläuft senkrecht nach unten, gibt einen starken Zweig an den Darm und einen schwachen an das Ganglion des betroffenen Segments ab und endet ebenfalls unter der Haut. Ferner mündet an dieser Stelle der Seitenstrang oder „Funiculus“ (PALMÉN) des Segments ein, ein leicht zu übersehender dünner Schlauch, der zum rudimentären Stigma führt.

Nahe dem Hinterrande jedes Segments hat der Längsstamm einen höchsten Punkt, und auch hier zweigen Tracheen ab, allerdings nur ein dünnes Stämmchen, das sich zwischen den Muskeln und unter der Hypodermis verliert. Diese Stämmchen vermißte ich im 9. und 10. Segment.

Es fragt sich nun, an welcher Stelle die Tb. in den Längsstamm eingeschaltet sind. Bei den Hb. ist das nicht schwer zu entscheiden. Sie liegen offenbar im 10. Segment vor dem vorderen Verzweigungspunkt. Man entdeckt den Funiculus und den dorsalen Tracheenast, der sich von außen über die Hb. erstreckt; auch der ventrale Zweig mit den Ästen für den Darm und das 10. Ganglion ist vollkommen unverkennbar. Der Hauptstamm zieht also vom Hinterende der Hb. nach vorn bis zum Verzweigungspunkt und dann in einem scharfen Knick schräg aufwärts nach hinten weiter.

Etwas komplizierter liegen die Verhältnisse in der Brust. Man hat die Vb. bislang, ohne Angabe von Gründen, als Erweiterung der Längsstämme in der Mittelbrust angesehen. Dieser Auffassung widerspricht aber, wie ich glaube, ein Teil meiner Befunde. Ich sehe die Vb. als Bildungen der Hinterbrust an. Die Vb. sind gewissermaßen noch näher als die Hb. an den zugehörigen Funiculus (es ist der des 3. Segments) herangerückt, ja sie sind gleichsam in die Verzweigungsstelle hinein verlagert, und der Längsstamm zieht infolgedessen direkt von ihrem Hinterende nach hinten. Der dorsale Tracheenast entspringt an ihrem Vorderende, wächst auf der Innenseite über sie hinweg und verästelt sich über ihnen; auf Fig. A ist er nur an seiner Mündungsstelle zu sehen, da die lv. ihn zum größten Teile verdeckt.

Eine festere Grundlage würde diese Auffassung erhalten, wenn es sich herausstellte, daß die Bulbi Stellen sind, wo die Längsstämme zweier Segmente aneinanderstoßen und verschmolzen sind. Den Beweis dafür muß ich leider schuldig bleiben. Ich erinnere mich aber, bei gewissen Fliegenmaden (*Lonchaea*), bei *Culex* und bei den pädogenetischen Larven von *Miastor* da, wo die Tracheen der beiden Körperhälften median zusammenstoßen, knopfförmige Anschwellungen gesehen zu haben, die den Bulbi von *Corethra* sehr ähnelten.

Läßt man diese Deutung gelten, so endet der Längsstamm des 3. Brustsegments nach vorn zu mit dem Bulbus vor den Vb., und die dicht vor dem Bulbus befindliche Verzweigung ist der hintere Tracheenast der Mittelbrust. Der vordere Verzweigungspunkt des 2. Segments, unverkennbar durch die Entsendung eines Astes zum 2. Brustganglion, gibt zugleich die Trachee ab, welche später in die Bildung des Nackenrohres der Puppe eingeht.

Ich glaube daher, daß das Nackenrohr eine Bildung der Mittelbrust ist.

Die Zeichnung des Tracheensystems in der Vorderbrust gebe ich mit Vorbehalt, wenigstens was den Funiculus betrifft. Denn trotzdem ich ihn oft deutlich zu erkennen glaubte, habe ich ihn ebenso oft durchaus nicht finden können. Er ist jedenfalls sehr schwach ausgebildet. Trotzdem glaube ich mich berechtigt, diese Region des Tracheensystems dem 1. Segment zuzuzählen, denn der ventrale Ast, welcher das 1. Brustganglion versorgt, ist stets vollkommen deutlich, und ich halte es bei der Segmenttreue der Insecten nicht für angebracht, anzunehmen, daß die Versorgung der Ganglien anders als vom zugehörigen Segment aus geschehen könne.

Weiter nach vorn erstreckt sich der Längsstamm in den Kopf und gibt dort Äste für das Ober- und Unterschlundganglion ab. Seine letzten Ausläufer liegen im Stirnfortsatz unter der Anlage der Imago-Antenne.

Im letzten Segment reichen feine Äste des Längsstammes bis in die Spitzen der Analanhänge.

Allgemein kann man sagen, daß die Tracheen außerordentlich schwach entwickelt sind. Hirn, Gonaden, Mittel- und Enddarm sind noch am besten versorgt.

Das Tracheensystem ist keineswegs in seiner ganzen Ausdehnung mit Luft gefüllt, sondern der größte Teil der Längsstämme und alle Funiculi sind leer. Gefüllt sind dagegen sämtliche Nebenäste (mit Ausnahme des Astes, der sich ins Nackenrohr erstreckt). Ihre Füllung reicht von den feinsten Endigungen bis zum Längsstamm und erfüllt auch diesen manchmal noch nach beiden Seiten auf eine kurze Strecke hin. Von den Ästen des 4.—6. Segments findet man manchmal einige nicht gefüllt.

Die Längsstämme sind in der Nähe der Tb. auf eine Strecke weit luftgefüllt, nämlich im 10. Segment vom Bulbus bis zur Abzweigungsstelle des Funiculus und in der Brust von der Funiculusmündung im 2. bis zu der im 3. Segment. Außerdem sind sie im Kopf und im letzten Segment mehr oder weniger weit gefüllt.

Es muß nun noch kurz von den Veränderungen gesprochen werden, die gegen die Verpuppung hin im Tracheensystem auftreten. Auf die zahlreichen Anlagen neuer Äste, die sich an den verschiedensten Stellen ausbilden und bis zur Verpuppung sämtlich luftleer bleiben, will ich nicht näher eingehen. Dagegen muß ich erwähnen, wie das Nackenrohr der Puppe sich um diese Zeit ausbildet (Fig. F).

Die Trachee, welche seine Innenwand auskleidet, hat sich in

2 scharf voneinander abgesetzte und durch einen Knick getrennte Teile gesondert. Der distale Teil bildet das eigentliche Nackenrohr (*N*) und ist von einer Ausstülpung der Hypodermis (*H*) umkleidet, wie ein Finger von einem Handschuh. An der Spitze des Nackenrohres sind Hypodermis und Matrix miteinander verwachsen.

Der proximale Teil, den ich die Wurzel (*W*) nenne, mündet direkt in den Verzweigungspunkt des 2. Brustsegments, von dem auch der Funiculus (*F*) seinen Ursprung nimmt. Die Wurzel sowohl wie das eigentliche Nackenrohr, das sich späterhin noch sehr

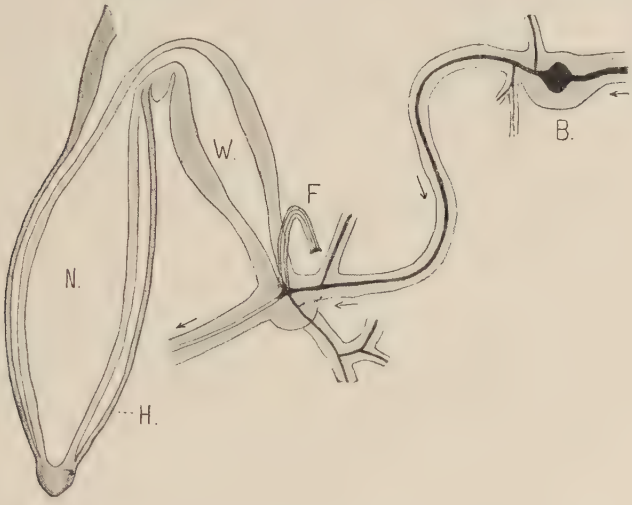

Fig. F.

Anlage des Nackenrohres der Puppe. Zeichenokular. 300 : 1. Luftinhalt dunkel. *B* Bulbus. *F* Funiculus. *H* Hypodermis. *N* Nackenrohr, *W* seine Wurzel. Die Pfeile geben den Verlauf des Längsstammes an.

stark in die Länge streckt, sind nicht etwa mit Luft, sondern mit Flüssigkeit erfüllt.

Zugleich hat sich nun die Matrix der Längsstämme stark abgehoben und eine neue, viel weitere Intima gebildet, die an ihrer Spiralstruktur leicht zu erkennen ist. Die Funiculi werden dagegen nur wenig dicker, mit Ausnahme der im 4. Segment befindlichen, die den Längsstämmen an Dicke völlig gleichkommen und auch ebenso wie sie geringelt sind.

c) Chemisch-physikalische Eigenschaften der Blasenwand.

Die Tb. bestehen aus einer kolloidalen Substanz, über deren Verhalten ich einige Erfahrungen sammeln mußte, um die Physiologie der Schwimmblasen zu verstehen.

Diese Arbeit wurde mir sehr erschwert durch das quantitativ höchst verschiedene Verhalten der Individuen sowie durch die nach dem Tode an den Blasen auftretenden Veränderungen.

Mißt man aus dem Körper eines frisch getöteten Tieres stammende Tb. (über die Technik s. u.), so findet man, daß sie binnen kürzerer oder längerer Zeit deutlich an Größe zunehmen:

Versuch 1.

1 h 45′ lh. im lebenden Tier 463 μ, Tier getötet, lh. isoliert.
2 h 30′ lh. 491 μ
4 h 10′ lh. 520 μ
5 h 5′ lh. 535 μ

Im folgenden Versuch wurde die Beobachtung über mehrere Tage ausgedehnt, und dabei zeigte es sich, daß die Vergrößerung allmählich wieder zurückging.

Versuch 2.

		lv.	lh.
4. März.	12 h Tier getötet, Blasen isoliert.		
	12 h 50′	855 μ	721 μ
	2 h 20′	884	738
	4 h 25′	906	766
	6 h 10′	917	781
5. März.	9 h 15′	918	783
	11 h 50′	917	783
	1 h 50′	895	765
	2 h 50′	884	749
	4 h 50′	870	738
6. März.	8 h 20′	861	735

Daß es sich tatsächlich um eine Eigenschaft der Blasenwand und nicht um eine passive Dehnung derselben handelt, geht daraus hervor, daß die Vergrößerung auch dann stattfindet, wenn die Blase angestochen oder die Luft herausgedrückt ist:

Versuch 3.

3. März. 4 h 30′ Tier getötet, rv. isoliert und Luft mittels Deckglas vorsichtig herausgedrückt. rv. = 833 μ
4. März. 1 h rv. 850 μ

In allen diesen Fällen handelte es sich um Blasen, die durch Zerzupfen des Tieres isoliert wurden und deren Quellung (denn nur um einen Quellungsvorgang kann es sich handeln) in der hierbei entstehenden Mischung von Blut und Wasser erfolgte. Es überraschte mich sehr, als ich sah, daß die Quellung ausblieb oder wenigstens kaum meßbar ward, sobald die Blasen in anderes Wasser gebracht wurden. Das ließ in der Körperflüssigkeit einen Stoff vermuten, der die Blasenwand zur Quellung bringt. Und die folgenden Versuche scheinen diese Annahme zu bestätigen.

Versuch 4.

2 h 5′. Tier getötet, rv. isoliert, in Leitungswasser
2 h 25′. rv. 725 μ
3 h. rv. ebenso, keine Quellung erfolgt. Nun das Blut des Tieres zugesetzt.
3 h 50′. rv. 738 μ
4 h 25′. rv. 749 μ
5 h. rv. 752 μ
5 h 57′. rv. 761 μ

Versuch 5.

3 h Tier getötet, rv. isoliert, in Leitungswasser.
3 h 10′. rv. 749 μ. Das Blut des Tieres unterm Deckglas zugesetzt.
3 h 23′. rv. 760 μ
4 h 10′. rv. 765 μ
5 h 55′. rv. 772 μ

Als Kontrolle diente die lv. desselben Tieres, sie befand sich in Leitungswasser und maß 3 h 10′ 742 μ, 5 h 55′ 744 μ, d. h. ihr Wachstum blieb innerhalb der Fehlergrenze und war auf jeden Fall ganz bedeutend schwächer als das von rv.

Solange das Tier lebt, kommt das Blut offenbar nie, wenigstens nie unbeschränkt, in Berührung mit der Blasenwand, denn sonst müßte diese quellen. Wenn der Stoff, der die Quellung bewirkt, an die Tb. gelangen soll, so ist die Vermittlung der Matrixzellen dazu nötig.

In Zusammenhang damit machte ich folgende merkwürdige Beobachtung. Zerquetscht man einem lebenden Tiere eine Tb., was

ohne große Schädigung des Organismus geschehen kann (ich bespreche diese Versuche in Abschnitt III e), so vergrößert sich die verletzte Blase im Laufe weniger Tage derart, daß es meist ohne Messung, durch bloßen Vergleich mit der danebenliegenden unverletzten, deutlich wird. Das muß darauf beruhen, daß die Matrixzellen durch das Quetschen absterben, bzw. daß das Blut, wie es regelmäßig geschieht, die Tb. von innen erfüllt und ihre Wand zum Quellen bringt.

Übrigens ist darauf hinzuweisen, daß kranke Corethren stets und betäubte meist leichter als Wasser werden und an der Oberfläche treiben. Versuche sind hier schwer anzustellen, weil man es nicht so in der Hand hat, die Tiere krank zu machen. Immerhin gelang es mir einigemal, wenn ein Tier erkrankte, das ich unter ständiger Beobachtung hielt, eine starke Vergrößerung seiner Tb. festzustellen, die mit jenem unnatürlichen Leichterwerden Hand in Hand ging.

Versuch 6.

11. Dez. Tier gesund und im Gleichgewicht, rv. 760 μ, rh. 601 μ
13. Dez. Tier zu leicht. Krankheitssymptome vorhanden, rv. 775 μ, rh. 642 μ
17. Dez. Tier viel zu leicht. rv. 823 μ, rh. 671 μ.

Sehr deutlich zeigte sich diese pathologische Quellung auch bei den Tieren, die ich bei Luftabschluß hielt. Näheres hierüber bringt Abschnitt e.

Der Beweis, daß die Blasenwände oder Teile von ihnen sehr stark hygroskopisch sind und durch Wasseraufnahme erheblich aufquellen, ist nicht schwer zu führen. Läßt man nämlich eine isolierte Tb. auf dem Objektträger eintrocknen, so schrumpft sie zusehends auf fast $^2/_3$ ihrer Länge zusammen. Zurück in Wasser gebracht, quillt sie in wenigen Augenblicken wieder zu ihrer alten Größe auf.

Versuch 7.

Blase isoliert und mit feiner Nadel an einer Spitze angestochen (um etwaigen Widerstand der eingeschlossenen Luft gegen die Verkleinerung aufzuheben! Der feine Riß beeinträchtigt die Messung nicht). Länge in Wasser 677 μ.
Blase austrocknen lassen: Länge 487 μ.
Zurück in Wasser: Länge 677 μ.

Gleichen Erfolg wie Austrocknen, nur in geringerem Grade, hat Behandlung der Tb. mit Alkohol oder Kochsalzlösung, also wasseranziehenden Mitteln:

Versuch 8.

Blase isoliert, angestochen (vgl. Versuch 7)
Länge in Wasser 742 μ
In 95 % Alkohol gebracht: Länge 647 μ
Zurück in Wasser: Länge 749 μ

Schon hier sieht man, daß die Blase beim Zurückbringen in Wasser auf etwas mehr als ihre ursprüngliche Größe anwächst. Viel stärker zeigte sich das nach der Behandlung mit Kochsalzlösung:

Versuch 9.

Blase isoliert, angestochen. In Aqua destill. Länge 826 μ
In konz. NaCl-Lösung: Länge 783 μ
Zurück in Aqua destill. Länge 873 μ(!)
Nach 15 Minuten: Länge 895 μ.

Die Wirkung der Salzlösung besteht also darin, daß sie Schrumpfung hervorruft, aber die Quellfähigkeit steigert. Eine ähnliche Rolle spielt möglicherweise der im Blut gelöste Stoff im normalen Leben des Tieres. —

Da alle diese Fälle von Schrumpfen und Wiederaufquellen sich in derselben Weise vollziehen, wie sämtliche noch zu besprechenden Formänderungen der Tb., sowohl die normalerweise erfolgenden als die künstlich hervorgerufenen, empfiehlt es sich, den Vorgang gleich hier zu schildern.

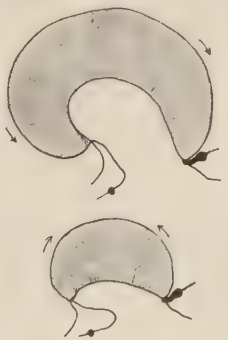

Fig. G.
Schema des Wachstumes der Schwimmblasen. Dehnen und Schrumpfen erfolgt in der Pfeilrichtung.

Kurz gesagt beruht jede Größenändernng der Tb. auf einer Streckung oder Verkürzung senkrecht zur Ebene der Spiralfäden. D. h. die Dicke der Blasen bleibt sich gleich, nur Krümmung und Länge ändern sich. Der Krümmungsradius wächst, wenn die Blase sich zusammenzieht (s. Fig. G), und z. B. die durch Trocknen geschrumpften Tb. zeigen überhaupt keine Krümmung mehr.

Eine geringe Dickenabnahme findet übrigens doch statt. Man

kann sie nicht direkt, sondern nur durch einen Kunstgriff messen. Zerreißt man eine Tb. mit zwei Nadeln, so bekommt man lange, schmale Streifen, die aus einigen parallel laufenden Spiralfäden bestehen. Diese zeigen beim Eintrocknen eine deutliche Verkürzung:

Versuch 10.

Streifen von 1049 μ Länge.
Derselbe trocken: 1018 μ
Zurück in Wasser gebracht, nahm er sehr langsam die alte Länge wieder an.

Jedenfalls ist diese Schrumpfung ungemein gering im Vergleich zu der senkrecht dazu stattfindenden.

Ich suche mir das so zu erklären, daß die Spiralfäden aus einem weniger stark quellenden Stoff bestehen als die Schicht, welche sie verbindet; es ist aber natürlich auch möglich, daß die Blasenwand nach Art einer Ziehharmonika gefaltet ist und daß die Falten durch das Quellen flacher werden. Ohne die Annahme einer verschieden starken Quellbarkeit käme man indes auch hierbei nicht aus. Ich nenne jedenfalls die stark quellende Substanz, welche die Zwischenschicht der Blasenwand bildet, „Trachein" und lasse die Frage, ob auch die Spiralfäden aus Trachein bestehen, vorläufig offen.

Scharf zu scheiden von der bisher besprochenen Quellfähigkeit der Tb. ist ihre Dehnbarkeit, d. h. die passive Formänderung, die die Wand z. B. dann erleidet, wenn die in den Tb. eingeschlossene Luft durch irgendwelche physikalischen Einflüsse ausgedehnt wird.

Das geschieht am bequemsten durch Verminderung des Luftdrucks. Die Dehnung ist nicht sehr stark, aber an isolierten Tb. recht gut meßbar. Sie geht fast sofort zurück, wenn der normale Luftdruck wiederhergestellt wird. Erhöhter Druck verkleinert umgekehrt die Tb.

Versuch 11.

Normaler Druck	Blasenlänge	657 μ
Unterdruck (— 19 cm Quecksilber)	„	677 μ
Überdruck (+ 42 „ „)	„	646 μ

Erfolgt die Erhöhung des Drucks zu plötzlich, so stülpt sich manchmal die Blase vom einen Ende her ein, durch Unterdruck läßt sich die Einstülpung rückgängig machen.

Da der folgende Abschnitt von den anderen bei Druckänderung

auftretenden Erscheinungen handelt, so kann ich sie hier übergehen. Sogleich erwähnen will ich aber, daß die Dehnbarkeit des Tracheins kürzere oder längere Zeit nach dem Tode, gewöhnlich binnen 24 Stunden, erlischt, so daß die Tracheenwand dann entweder dem auf sie ausgeübten Druck Widerstand leistet oder durch ihn zum Platzen gebracht wird. Die Quellungsfähigkeit solcher Tb. ist indes keineswegs erloschen, und auch das deutet darauf hin, daß wir es hier mit zwei ganz verschiedenen Eigenschaften zu tun haben.

Wichtig schien es mir, zu prüfen, ob die Blasenwand für Luft durchlässig sei. Der folgende Versuch spricht dafür.

Versuch 12.

12 h 25′. rv. in Leitungswasser 815 μ
12 h 55′. Ebenso. In ausgekochtes, sehr luftarmes Wasser gebracht.
1 h 2′. rv. 810 μ
1 h 7′. rv. 807 μ
1 h 13′. rv. 805 μ. Versuch abgebrochen, da nun von den Enden her allmählich Wasser eindrang. Zur Kontrolle diente lv., die die ganze Zeit in Leitungswasser lag und 805 μ maß.

Der Vorgang ist natürlich so zu verstehen, daß das luftarme Wasser der Blase durch die Wand hindurch Luft entzog und diese dadurch kleiner wurde. Der Wert ist zwar sehr gering, aber ich konnte hier sehr genaue Messungen machen, weil ich die Pigmentschicht der Tb. entfernt hatte. Der Versuch wurde mit gleichem Erfolg wiederholt.

Ob freilich auch die lebende Matrix Luft durchläßt, wird durch diesen Versuch nicht entschieden. Daß sie es tut, werde ich in Abschnitt e darlegen.

Endlich muß ich hier eine Erscheinung besprechen, der ich wenig nachgeforscht habe, weil ich sie an den Tb. lebender Tiere nie auftreten sah. Setzt man die isolierten Tb. ungleichmäßiger Erwärmung aus, indem man sie z. B. in der Sonne stehen läßt, so bilden sich an ihrer Innenwand Flüssigkeitströpfchen, die sichtlich wachsen und zusammenfließen. Noch besser lassen sie sich erzeugen, wenn man mit einem heißen Gegenstand über das Deckglas fährt, unter dem die Tb. liegt. Die Tröpfchen bilden sich dann auf der kühleren Seite in sehr großer Menge, und die erhitzte Seite zieht sich leicht zusammen. Es scheint demnach, als entständen sie dadurch, daß die erhitzte Stelle Wasser in Dampfform abgibt, das

sich auf der anderen Seite niederschlägt. Haben sich erst einmal Tröpfchen gebildet, so verschwinden sie nur sehr langsam.

d) Verhalten der Tracheenblasen bei Druckänderung.

Vorausgeschickt sei eine kurze Besprechung der zu diesen Versuchen verwandten Apparate. Für Vorversuche und zur Beobachtung des spezifischen Gewichts (der Sinkgeschwindigkeit) der Tiere benutzte ich mit Vorteil die sogenannten Bakteriengläser nach SOYKA, schnapsflaschenähnliche Gefäße mit zwei parallel geschliffenen Wänden und langem Hals, der sich durch einen durchbohrten Gummistopfen sehr fest schließen läßt.

Zur Beobachtung mit starken Objektiven und zu Messungen, bei denen das Objekt festliegen mußte, diente mir eine „Druckkammer", die ich kurz beschreiben möchte, da sie sich gut bewährt hat. Sie besteht aus 2 starken Messingplatten von 8 cm Durchmesser und 3 mm Dicke. Die obere Platte trägt ein rundes Loch von 2 cm Durchmesser, auf das von unten eine 2 mm starke Glasscheibe von 4 cm Durchmesser fest aufgekittet ist. Unter dieser Glasplatte befindet sich das Objekt, entweder durch ein Deckglas in seiner Lage gehalten oder in eine sogenannte feuchte Kammer eingeschlossen, einen flachen Glasring mit aufgelegtem Deckglas. In letzterem Falle muß der Glasring an einer Stelle der Peripherie unterbrochen sein, damit die Druckänderungen sich ungehindert ins Innere der feuchten Kammer fortpflanzen können.

In die untere Messingplatte ist ein Loch von 3,4 cm Weite geschnitten und mit einer Glasscheibe von 3 mm Dicke und 6 cm Durchmesser bedeckt. Diese braucht nicht aufgekittet zu werden, sondern bildet selbst den unteren Abschluß der Druckkammer. Ein Gummiring von 4,6 cm lichter Weite stellt die Verbindung zwischen dieser Glasscheibe und der oberen Messingplatte her, und 3 starke Schrauben, von denen Fig. H nur eine zeigt, pressen die beiden Platten gegeneinander.

Das Absaugen bzw. Einpressen von Luft in die Kammer geschieht durch einen engen Kanal, der die obere Platte horizontal durchbohrt und sich in ein Ansatzrohr fortsetzt, wie es die Figur zeigt. Um den Druck plötzlich aufheben zu können u. dgl., ist noch ein zweiter derartiger Kanal vorhanden, der natürlich für gewöhnlich geschlossen ist.

Wenn es darauf ankam, den angewandten Druck zu messen, so erzeugte ich ihn durch einen Gummischlauch und zwei Glaskugeln voll

Quecksilber, von denen die eine an der Wand befestigt war und die andere mit dem Schlauch zugleich gehoben und gesenkt werden konnte. Von der festen Glaskugel führte ein starker Gummischlauch zur Druckkammer.

Die Differenz der beiden Quecksilberniveaus zeigte mir dann direkt, um wieviel ich den Druck in der Kammer erhöht oder verringert hatte.

Um ganz schwache Druckänderungen zu erzeugen, benutzte ich einen Apparat, der dem beschriebenen völlig glich, nur befand sich im Schlauch und in den Kugeln nicht Quecksilber, sondern Wasser. —

Ich habe bereits bei Besprechung der Probleme geschildert, daß die *Corethra*-Larve (nicht die Puppe, wie Krogh meint) einem cartesianischen Taucher gleicht, da infolge der Dehnbarkeit der Blasenwände jede Druckschwankung ihr spezifisches Gewicht ändert.

Die Ähnlichkeit mit dem erwähnten physikalischen Spielzeug

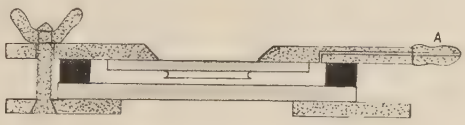

Fig. H.

Druckkammer. Radialschnitt. 1:1.
Schwarz: Gummi. Punktiert: Metall. Weiß: Glas.
A Ansatzrohr für den Druckschlauch.

geht noch weiter: bekanntlich gelingt es nicht, den cartesianischen Taucher so auszubalancieren, daß er in einer homogenen Flüssigkeit wirklich bewegungslos schwebt, sondern stets steigt oder sinkt er mit wachsender Geschwindigkeit.

Das gilt auch für die *Corethra*-Larve. Sie steht nur scheinbar vollständig unbewegt im Wasser. Genaue Beobachtung lehrt, daß sie stets, obwohl kaum meßbar, fällt oder steigt und sich nur dadurch in einer bestimmten Wasserschicht halten kann, daß sie von Zeit zu Zeit einen kleinen „Sprung“ nach oben oder unten macht.

Die Geschwindigkeit, mit der Larven, die man auf den ersten Blick als schwebend bezeichnen würde, steigen oder sinken, ist allerdings sehr gering, sie beträgt im Mittel vielleicht 0,5—1 cm pro Minute. Zur Messung dieser Geschwindigkeiten benutzte ich einen Glasmaßstab mit eingeätzter Skala. Um die an den Wänden von

Glasgefäßen durch Strahlung entstehenden Strömungen möglichst zu vermeiden, setzte ich das Glas mit den Versuchstieren in ein anderes, das etwas weiter war und Wasser von gleicher Temperatur enthielt.

Um eine Larve aus dem Gleichgewicht zu bringen, genügen ziemlich geringe Druckänderungen. Vermindert man den Druck um den einer Quecksilbersäule von 10 cm, so ist das Schwebvermögen bereits deutlich gestört. Das Tier steigt in etwa 25 Sekunden 1 cm und versucht durch Körperbewegungen dagegen anzukämpfen.

Diese Bewegungen, mit denen das Tier sich in seiner Lage halten will, sind so bezeichnend und treten mit solcher Regelmäßigkeit auf, daß sie geradezu ein Merkmal für Störungen des spezifischen Gewichts abgeben. Man könnte denken, daß das Tier etwa die Dehnung seiner Tb. direkt empfände, aber genau dieselben Bewegungen traten auch dann auf, wenn auf anderem Wege, also ohne das Volum der Tb. zu beeinflussen, eine Änderung seines spezifischen Gewichts hervorgerufen wurde, so z. B. beim Fressen. Ferner erhält man sie, wenn man das Tier in eine Flüssigkeit von anderem spezifischen Gewicht setzt. Ich glaube nicht, daß ihm die Größe oder der Füllungszustand seiner Tb. direkt durch Nervenleitung vermittelt wird, sondern meines Erachtens nimmt das Tier mit Hilfe seiner großen und zahlreichen Sinnesborsten die Art und Stärke seiner Vertikalbewegungen wahr. —

Am Vorhandensein der Regulation bei verändertem Druck (siehe Teil I) ist nicht zu zweifeln. Sie wirkt vor allem deshalb so verblüffend, weil die Tiere, nachdem sie sich z. B. an erhöhten Druck gewöhnt haben, bei Wiederherstellung normalen Druckes viel zu leicht werden und sich nun erst wieder an diesen gewöhnen müssen. Das läßt den Vorgang wie eine echte Anpassung oder Regulation erscheinen.

Nach meinen Erfahrungen erfolgt die Regulation, besonders bei Unterdruck, langsamer als Krogh angibt, doch spielt auch hier wieder die Verschiedenheit der Individuen eine große Rolle. Zur Orientierung gebe ich nachstehend einen Versuch wieder, der nach dem Muster des Krogh'schen ausgeführt wurde.

Versuch 13.

14. Febr. 12 h. 3 Tiere unter 40 cm Hg Überdruck. Sie sinken in etwa 15 Sek. 1 cm.

1 h 35'. Tiere nur noch wenig zu schwer, sinken in etwa 35 Sek. 1 cm.

15. Febr. 1 h. Alle schweben. Normaldruck hergestellt: alle werden viel zu leicht, steigen in ca. 8 Sek. 1 cm.

16. Febr. 11 h. Alle schweben.

12 h. Unterdruck von — 30 cm Hg hergestellt: Alle viel zu leicht, steigen in ca. 10 Sek. 1 cm.

17. Febr. 11 h. 1 Tier schwebt, 2 noch zu leicht.

5 h 50′. 2 Tiere schweben, eins steigt in 30 Sek. 1 cm.

18. Febr. 9 h 15′. Alle praktisch im Gleichgewicht. Normaldruck hergestellt: Alle werden etwas zu schwer.

Krogh erwähnt eine Larve, die nicht imstande war, bei Unterdruck zu regulieren. Zweifellos war das Tier krank und wäre auch ohne Anwendung von Unterdruck zu leicht geworden (vgl. den vor. Abschnitt).

Die Vergrößerung der Tb. bei Unterdruck kann im lebenden Tier gemessen werden, und es ergibt sich dann, daß die Regulation darin besteht, daß diese Dehnung der Tb. allmählich zurückgeht:

Versuch 14.

12. Dez. 3 h 30′. Normaldruck, Tier schwebt, rh. 535 μ, lh. 504 μ.

3 h 38′. Unterdruck hergestellt (ca. — 40 cm Hg): Tier zu leicht, rh. 567 μ, lh. 534 μ.

5 h 30′. rh. 541 μ, lh. 510 μ.

6 h 30′. rh. 535 μ, lh. 504 μ, also normale Größe; Tier schwebt. Normaldruck hergestellt: Tier zu schwer, rh. 505 μ, lh. 491 μ.

Sobald ich das wußte, ging ich dazu über, isolierte Tb. unter veränderten Druck zu setzen, denn hierbei mußte es sich zeigen, ob die Regulation organisches Geschehen oder ein bloßer mechanischer Vorgang sei.

Ich führe hier aus einer Reihe von Versuchen den am besten gelungenen an, der das Verhalten einer Blase bei Unter- und Überdruck zeigt. Die Messungen sind recht genau (1 Teilstrich = 11,2 μ), hier aber nur teilweise wiedergegeben, um das Protokoll nicht unnötig in die Länge zu ziehen. Jeder Wert ist das Mittel aus 2 Messungen.

Versuch 15.

6. März. 8 h 35′. Tier getötet, rh. isoliert, in Leitungswasser, Peritoneum entfernt.

9 h. rh. 682 μ. Unterdruck von — 40 cm Hg. Darauf: rh. 718 μ.

9 h 10′. 716 μ

9 h 15′. 705 μ

9 h 20′. 701 μ

9 h 25′. 699 μ
9 h 30′. 693 μ
9 h 35′. 689 μ
9 h 40′. 686 μ
9 h 45′. 683 μ
9 h 50′. 682 μ
9 h 55′. 682 μ
10 h. 682 μ. Langsam Normaldruck wiederhergestellt. rh. ging zurück auf 671 μ (!)
10 h 5′. 672 μ
10 h 40′. 675 μ
11 h. 679 μ
12 h. 681 μ
1 h 45′. 682 μ, also die normale Länge
1 h 55′. Druck um 40 cm Hg erhöht: rh. 669 μ
2 h. 671 μ
2 h 55′. 671 μ. Normaldruck hergestellt. rh. stieg sofort auf 694 μ (!) und dann allmählich bis auf 705 μ (Elastische Nachwirkung?)

7. März. 8 h 15′. rh. 682 μ, also wieder normale Länge. Dehnbarkeit erloschen, die Blase platzte, als der Druck um 40 cm Hg verringert wurde.

Zur Kontrolle diente die lh. desselben Tieres, die während der ganzen Dauer des Versuchs gemessen wurde und ihre Länge von 626 μ unverändert beibehielt.

Dieser Versuch enthält alles, was zur Erklärung des Regulationsphänomens nötig ist, denn er zeigt, daß auch tote Tb. eine Änderung ihres Volums regulieren. Die Tb. in Versuch 15 verhielt sich nicht anders, als wenn sie im lebenden Tier gedehnt und zusammengepreßt wäre, d. h. die Regulation ist ein völlig mechanischer Vorgang, der ohne Willen und Zutun des Tieres erfolgt.

Die richtige Deutung ist vielleicht folgende. Bei Verringerung des Drucks dehnt sich das Gas in den Tb. aus, findet aber, da die Blasenwand nicht unbegrenzt dehnbar ist, bald einen Widerstand. Der Gasdruck in den Tb. sinkt daher zwar, kann aber nicht so tief sinken wie im umgebenden Wasser und im Blut. Nun hatten wir bereits im vorigen Abschnitt die Durchlässigkeit der Blasenwand für Luft erkannt. Die Folge wird sein, daß so lange Gas aus den Tb. ins Blut diffundiert, bis wieder Gleichgewicht besteht, d. h. bis die Dehnung der Blasenwand völlig zurückgegangen ist, die Blase also ihr normales Volum wiedererlangt hat und das Tier schwebt.

Nun ist aber die Luftmasse in den Tb. kleiner geworden, und demnach müssen die Tb. bei Wiederherstellen normalen Druckes unter ihre Normalgröße sinken, und das Tier wird zu schwer.

Infolge der Elastizität der Blasenwand besteht jetzt in den Tb. ein geringerer Druck als eine Atmosphäre, und deshalb diffundiert nun Gas in die Blasen hinein, bis sie ihr normales Volumen wiedererlangt haben.

Die Wirkung von Überdruck ist völlig entsprechend: wegen der geringen Nachgiebigkeit der Blasenwand herrscht im Innern der Tb. zunächst ein tieferer Druck als in ihrer Umgebung, und erst durch Diffusion von Luft durch die Blasenwand nach innen stellt sich hier Gleichgewicht her. Und da die Tb. nun eine größere Luftmenge als vorher umschließen, so müssen sie sich über die Normalgröße dehnen oder platzen, wenn Normaldruck wiederhergestellt wird.

In Versuch 15 ist die Regulation bei Überdruck an sich wenig deutlich, aber daraus, daß nachher bei Aufheben des Überdruckes eine so starke Größenzunahme erfolgte, geht ja klar hervor, daß der starke Druck Luft in die Blase hineingepreßt hatte. Außerdem sah ich in einem anderen Versuche eine isolierte Tb. bei Überdruck ihre normale Größe allmählich wiedererlangen. Diese Blase platzte, als der Normaldruck wiederhergestellt wurde.

Damit scheint mir das Krogh'sche Phänomen theoretisch erklärt. Indes halte ich es für mindestens denkbar, daß dieser diffusionelle Ausgleich, wie ich ihn eben geschildert habe, nicht der einzige Vorgang ist, der die Regulation zustande bringt. Wahrscheinlich tritt wenigstens bei Überdruck zugleich jener echte Regulationsmechanismus in Tätigkeit, von welchem das Tier stets Gebrauch macht, wenn es zu schwer wird. Von dieser Art der Regulation werde ich in Abschnitt IIId noch ausführlich zu sprechen haben.

Da aber den Larven nach meinen Erfahrungen die Fähigkeit, Gewichtsverminderungen zu kompensieren, fehlt (auch hierüber vgl. Abschnitt IIId), so erfolgt die Regulation bei Unterdruck wohl ausschließlich in der Weise, wie ich es oben angegeben habe.

Wird der Unterdruck so stark, daß die Tb. platzen, so tritt eine Reihe von Erscheinungen auf, die ich nicht hier, sondern erst in Abschnitt f schildern möchte.

e) Verhalten der Larven bei Luftmangel.

Das Sauerstoffbedürfnis der *Corethra*-Larven ist im Vergleich zu dem anderer Insecten ungewöhnlich gering, wie denn überhaupt ihr Stoffwechsel infolge der Seltenheit von Körperbewegungen recht stark herabgesetzt ist. Während bei mittlerer Temperatur *Culex*

rund 80 und *Mochlonyx* immerhin ca. 40 Herzschläge pro Minute hat, zuckt das Herz von *Corethra* nur etwa 15—20 mal in der Minute (nach LEYDIG sogar nur 12mal).

So läßt sich vielleicht die auffallende Tatsache erklären, daß man Corethren in frisch ausgekochtes, also sehr luftarmes Wasser setzen und das Gefäß durch einen luftdicht aufgeklebten Deckel mehrere Tage lang abschließen kann, ohne daß der Tod eintritt, ja fast ohne daß die Tiere betäubt werden. Bei recht niederer Temperatur ist diese Widerstandskraft gegen Luftmangel geradezu verblüffend.

Versuch 16.

1. Dez. 1913. 2 Larven, die zur Gewöhnung seit einigen Tagen in kaltem Wasser gehalten wurden, in 5 ccm ausgekochtem Sumpfwasser von der Luft völlig abgeschlossen (Eingeschliffener Deckel mit Vaseline). Das Gefäß völlig dunkel in einen Eisschrank von etwa 4 ° gestellt.

13. Dez. Beide unbetäubt, auf Reiz lebhaft bewegt. Etwas leichter als Wasser.

12. Jan. 1914. Beide betäubt, bewegungslos, schwerer als Wasser. Herz und Darm völlig unbewegt, Muskeln zeigen weißliche Trübung.

12 h 40′. Tiere in gut durchlüftetes Wasser von 20°.

3 h 30′ Ein Tier (A) schlägt bei Reizung mit einem Glasstäbchen mit dem Körper aus. Herzschlag 8—9 pro Minute. Leichter als Wasser. — Das andere (B) völlig unbewegt, Herz still.

14. Jan. 11 h 45′. A spontan bewegt, Trübung der Muskeln verschwunden, Darm bewegt. — B unbewegt, aber binnen mehrerer Minuten einige Herzschläge.

A erholte sich vollständig und lebte noch über einen Monat, B war am 20. Jan. zweifellos tot. Übrigens war A ♀, B ♂.

Freilich kann ich nicht angeben, wieviel Sauerstoff das Wasser in diesem und den folgenden Fällen trotz aller Vorsicht noch enthielt, aber selbst wenn man annimmt, daß es sich nur um eine erhebliche Herabsetzung des normalen O_2-Gehalts handelte, bleibt doch die Tatsache auffallend genug, daß die Tiere in so engem Raum ohne Luftzutritt so lange am Leben blieben. Hier möchte ich den folgenden Versuch anführen, bei dem die völlige Betäubung erst am 20. Tage eintrat, trotzdem jedem Tier nur 1 ccm ausgekochten Wassers zur Verfügung stand.

Versuch 17.

22. Jan. 5 Tiere in ein Glasröhrchen mit 5 ccm entlufteten Sumpfwassers. Mit einem Gummikork luftdicht verschlossen. Temperatur während der ganzen Versuchsdauer 10°.

24. Jan. Tiere lebhaft, im Gleichgewicht oder etwas zu schwer.
29. Jan. Tiere leichter als Wasser. Bewegungen etwas träger als bei den 5 Kontrolltieren, die am 22. Jan. in 5 ccm lufthaltigen Wassers abgeschlossen worden waren.
2. Febr. Auf Reiz bewegt. Muskeln leicht getrübt. Pigment etwas heller als normal.
10. Febr. Auf Reiz bewegt. (Als praktisches Reizmittel erwies sich das Reiben des nassen Fingers am Glase.)
11. Febr. Keine Bewegung mehr erzielt. Trübung ziemlich stark.
Die Kontrolltiere bewegten sich noch am 16. Febr. Wiederbelebungsversuche wurden nicht angestellt.

Die Widerstandskraft der Larven gegen Sauerstoffmangel ist so außergewöhnlich, daß man diese Eigenschaft geradezu benutzen kann, um die Corethren von dem übrigen Plancton zu trennen. Man braucht nur das ganze Gefäß von der Luft abzuschließen, worauf alle anderen Planctonten absterben und zu Boden sinken. Dann dekantiert man durch ein Netz und erhält so die Corethren gesondert, ohne daß ihnen der Vorgang irgendwie geschadet hätte.

Ich gehe nun zu dem Verhalten der Tb. in luftarmem Wasser über. Es ist individuell sehr verschieden. Sperrt man viele gleichaltrige Larven zusammen in luftarmes Wasser, so werden die Tb. bei einem Teil der Tiere nur kleiner, während sie bei den anderen wie durch starken Druck zerquetscht werden. Diese Deformierung beruht sicher darauf, daß die Blasenwand für Wasser so gut wie undurchlässig ist, und, da innen ein luftverdünnter Raum entsteht, durch den äußeren Luftdruck eingebeult wird. Ist die Blasenwand stark genug, diesen Druck auszuhalten, so kommt es wie in Versuch 12 (Abschnitt II c) nur zu einer Verkleinerung der Tb.

Wenn die Tb. eingebeult werden, scheint die Wand in der Regel zu zerreißen, jedenfalls schwindet durchweg alle Luft aus solchen Blasen und die Tiere liegen am Boden.

Auch die anderen Tiere, deren Tb. sich nur verkleinern, werden dadurch natürlich schwerer. Setzte ich aber die Versuche lange genug fort, so sah ich zu meinem Erstaunen, daß die Tiere wieder ins Gleichgewicht kamen und schließlich sogar zu leicht wurden; Hand in Hand damit ging eine meßbare starke Vergrößerung der Tb.

Die langwierigen Versuche ergaben bei allen 9 Tieren, mit denen sie angestellt wurden, dasselbe Resultat. Die Anordnung war folgende. Eine Glasplatte von 5 mm Dicke, in die ein Loch von 27 mm Durchmesser gebohrt war, wurde mit Wachs luftdicht auf

eine gewöhnliche Glasplatte aufgekittet. So entstand eine flache Glasdose, deren Deckel eine dünne Glasplatte bildete, die mit Vaseline luftdicht auf die durchbohrte Platte aufgeklebt werden konnte. In diese Dose goß ich frisch entlüftetes Wasser und setzte 3 Larven mit der Pinzette hinein.

Zur Unterscheidung der 3 Individuen dienten die Peritrichenkolonien, von denen sich fast auf jeder *Corethra* einige finden; sie starben zwar alsbald ab, aber die Stiele blieben am Körper der Larven hängen.

Da die Tiere, wie zu erwarten war, verschieden schnell und stark reagierten, empfiehlt es sich, die Einzelkurven zu betrachten, bei denen immerhin noch jeder Punkt das Mittel aus 4 Messungen darstellt.

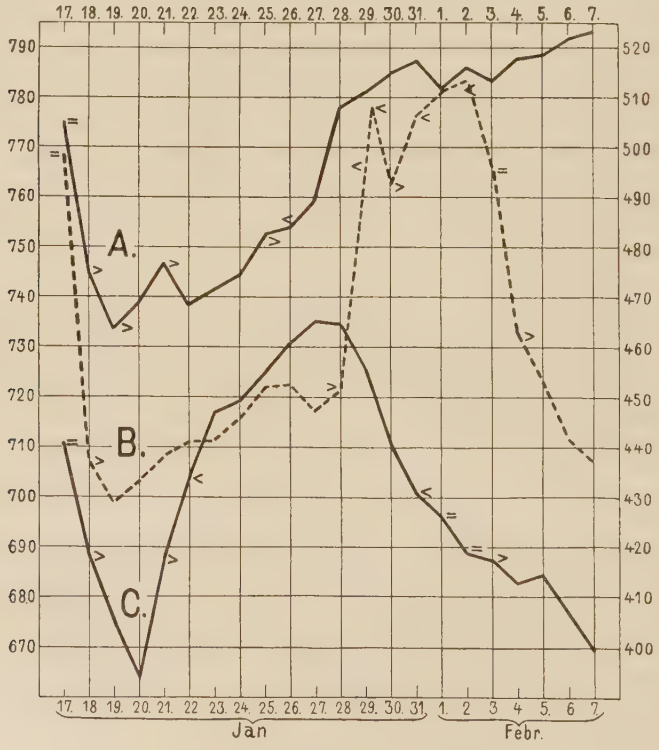

Fig. J.
Kurven der Blasenlänge in entlüftetem Wasser (Versuch 11). Näheres im Text.

Versuch 18 (siehe Fig. J.)

Jede der 3 Kurven zeigt den täglichen Durchschnitt der 4 Blasen des betreffenden Tieres. Die Abszisse gibt die Zeit, die Ordinate die durchschnittliche Blasenlänge in μ an. Die Zahlen an der Ordinate rechts gelten für Tier A, die links für B und C.

Die Kurven zeigen, daß nach 2—3 Tagen das Minimum erreicht war und nun die Vergrößerung einsetzte. Tier A hörte nicht wieder auf, seine Tb. zu vergrößern, während die Größe bei B und C nach längerer Zeit wieder zurückging.

In der Figur ist zugleich das spezifische Gewicht der Tiere angegeben, es bedeutet nämlich $>$ schwerer, $<$ leichter als Wasser und $=$ Gleichgewicht.

Man sieht, daß die Tiere, wenn sie ihre normale Blasengröße wiedererlangt haben, wohl infolge der Abgabe von Stoffwechselprodukten, bereits leichter als Wasser sind, so z. B. Tier A am 26. Jan. und Tier C am 29. Jan. In bezug auf Tier B sind am 29. Jan. 2 Werte angegeben, es zeigte sich nämlich, daß die Tb. sich $3^1/_2$ Stunden nach der ersten Messung stark vergrößert hatten. Am nächsten Tage war die Vergrößerung zurückgegangen und das Tier auch wirklich wieder schwerer geworden. Auch sonst lassen die Kurven vermuten, daß das Wachstum plötzlich und ruckweise erfolgt ist.

Am 7. Febr. schienen mir alle 3 Tiere tot zu sein. B zeigte am längsten Bewegungen, nämlich noch am 4. Febr. Bei C sah ich zum letztenmal eine Bewegung am 30. Jan., bei A trat die Betäubung schon viel früher ein, ich erhielt zum letztenmal eine spontane Bewegung von ihm am 26. Jan.

Als weitere Bestätigung und um zu zeigen, daß die Kurven für die Vb. und Hb. gut zusammenstimmen, gebe ich noch einen gleichen Versuch wieder, der leider nicht lange genug fortgesetzt wurde, um auch die spätere Wiederverkleinerung der Tb. zu zeigen. Die Zahlen bedeuten μ.

Versuch 19.

	Mittel der Vb.	Mittel der Hb.	Gesamtmittel	
8. Dez.	665	502	583,5	Tiere im Gleichgewicht. In ausgekochtes Wasser.
9. Dez.	621	467	544	„ zu schwer
10. Dez.	588	454	521	„ „ „
11. Dez.	575	438	506,5	„ „ „
12. Dez.	565	428	496,5	Minimum
13. Dez.	565	438	501,5	Tiere werden allmählich leichter.
14. Dez.	570	440	505	
15. Dez.	597	456	526,5	
16. Dez.	601	464	532,5	

Ich habe auf diese Versuche zuerst sehr viel Wert gelegt, weil sie mir zu beweisen schienen, daß die Tiere die Fähigkeit hätten, Luft in ihre Blasen abzuscheiden, trotzdem ihnen von außen sicher keine geliefert wurde. Man braucht dabei nicht gerade an intramolekulare Atmung zu denken, aber allenfalls könnte es sich um Erzeugung gasförmiger Stoffwechselprodukte handeln.

Indes je mehr ich mich von der sonderbaren Quellungsfähigkeit der Tb. überzeugte, kam ich von dieser Annahme ab, und jetzt glaube ich, daß das Wiederanwachsen der Tb. in entlüftetem Wasser auf einem (vielleicht rein pathologischen) Quellungsvorgang beruht, oder mit anderen Worten, daß die Abscheidung von Luft nicht Ursache, sondern Folge des Größerwerdens der Tb. ist. Es läge hier dann dieselbe Erscheinung zugrunde, die ich schon in Abschnitt c als ein Merkmal kranker Tiere beschrieb, ein Durchlässigwerden der Matrix für die Stoffe, welche die Quellung der Blasenwand veranlassen.

Trotz dieser so ganz anderen Deutung halte ich an der Wichtigkeit der vorstehenden Versuche fest, denn sie zeigen deutlich, daß die Quellung des Tracheins imstande war, die Tb. trotz des starken osmotischen Druckes, der auf ihnen lastete, zu vergrößern. Zweifellos hat ein recht erheblicher Unterdruck in den Tb. bestanden, aber die Quellungskraft der Wände hielt ihm das Gleichgewicht. Erst diese Erkenntnis machte mir später die Wachstumsvorgänge an den Tb. recht verständlich.

Worin die nachträgliche (zweite) Verkleinerung der Tb. bei Tier B und C des Versuches 18 ihren Grund hat, ist schwer zu sagen. Dieser Vorgang würde ja sehr leicht zu verstehen sein, wenn man die Vergrößerung der Tb. auf Luftsecretion zurückgeführt hätte, denn dann bedeutete er einfach, daß die Gasdrüsen erschöpft wären.

Doch auch auf Grund der Quellungshypothese läßt sich vielleicht eine Erklärung finden. In Abschnitt c erwähnte ich bei der Schilderung des Quellens isolierter Blasen, daß deren Quellung nach längerer Zeit wieder erheblich zurückgeht (vgl. Versuch 2), und um einen Vorgang dieser Art wird es sich wohl auch hier handeln. Weitere Fälle solcher Wiederverkleinerung bringt Abschnitt III d.

Wenn ich im Vorhergehenden vom umgebenden Wasser sprach, das den Tb. Luft entziehe, so war das natürlich so gemeint, daß das Blut als Vermittler dient. Aber auch normalerweise, in durchaus lufthaltigem Wasser, nimmt das Blut äußerst lebhaft das in

den Tb. enthaltene Gas auf, wenn es darankommen kann. Das sieht man daran, daß eine zerquetschte Blase in ganz kurzer Zeit ihres gasförmigen Inhalts beraubt wird. Und da die Versuche 18 und 19 zeigen, daß die Matrix auch im lebenden Tiere für Luft durchlässig ist, so ist es klar, daß den Tb. durch das Blut fortwährend Luft entzogen wird. Man muß also annehmen, daß in den Tb. dauernd Unterdruck herrscht oder daß ein fortwährender Strom von Luft etwa aus den Tracheencapillaren in die Blasen und aus den Blasen ins Blut fließt.

Im letzten Falle würden die Tb. nebenher als eine Art von Lungen wirken, aber sicher könnte diese Wirkung nur recht schwach sein.

f) Gasblasenbildung bei Unterdruck.

Unter diesem Titel will ich eine Erscheinung besprechen, die zwar nur durch das Experiment sichtbar wird, der aber wahrscheinlich doch ein normaler Vorgang zugrunde liegt.

Läßt man den Unterdruck einer kräftigen Wasserstrahlpumpe auf die Tiere wirken, so sieht man bei einem Teil von ihnen plötzlich große Blasen im Körper auftreten. Es ist offenbar, daß es sich hier um ein Leckwerden des Tracheensystems infolge der Ausdehnung des Gases in den Tb. handelt, denn die „Gasblasen“ treten stets in der Nähe der Tb. auf, und zwar gewöhnlich zuerst bei den Vb., später häufig auch an den Hb. In vielen Fällen läßt sich nachweisen, daß es die Blasen selbst waren, welche platzten, doch scheint es ebenso oft vorzukommen, daß die Wand der Bulbi zerreißt.

Dieser Vorgang hat natürlich an sich gar nichts Auffallendes. Läßt man aber denselben Unterdruck weiter bestehen, so wachsen die Gasblasen sehr stark, und zwar oft so schnell, daß man das Wachsen direkt unterm Mikroskop sehen kann, und schließlich erfüllen sie buchstäblich den gesamten Körper des Tieres, der dadurch ganz prall und starr wird. Die im Körper eingeschlossenen Gasmengen pressen alle Organe zur Seite, und ihr Druck bringt stets die Haken am Hinterende, häufig auch den Pharynx zur Ausstülpung.

Noch mehr Wert möchte ich auf folgende Beobachtung legen. In der Regel bilden die Tiere nicht augenblicklich, wie es eben geschildert wurde, Gasblasen, sondern der Unterdruck bewirkt zunächst nichts als die bekannte Dehnung der Tb. Schließt man aber

das ausgepumpte Gefäß, worin sich die Tiere befinden, mit einem Quetschhahn ab (um sicher zu sein, daß der Druck sich gleich bleibt), so treten nach längerer Zeit, manchmal erst nach Stunden, doch noch typische Gasblasen auf. Hierdurch fällt meines Erachtens der Einwand, daß das Gas unmittelbar vom Blute ausgeschieden wird. Es muß hier vielmehr der Druck in den Tb. allmählich immer mehr angestiegen sein, bis sie endlich platzten.

Das Gas wird also zunächst ins Tracheensystem abgeschieden, und zwar, da es sich um so erhebliche Gasmassen handelt, wohl nicht aus dem Blute, sondern aus dem umgebenden Wasser. Hierfür spricht auch die Tatsache, daß es in entlüftetem Wasser gewöhnlich nicht zur Bildung von Gasblasen kommt. Setzt man aber die Tiere, welche in luftarmem Wasser kein Gas bildeten, in luftreiches und stellt wiederum denselben Unterdruck her, so treten die Gasblasen nach kürzerer oder längerer Zeit auf.

Auch in entlüftetes Wasser gesetzte Tiere bilden manchmal noch Gasblasen, wenn man sogleich Unterdruck herstellt. Es handelt sich aber in diesem Falle zweifellos um ein einfaches Platzen der Tb., nicht etwa um die Abscheidung aufgespeicherter Gase, was schon daraus hervorgeht, daß die vorhandene Gasmenge sich nicht mehr vergrößert.

Die Gasabscheidung scheint von den Ausläufern der Tb. her zu geschehen:

Versuch 20.

Einer Larve wurde die rh. mit einer Pinzette im Körper zerquetscht. rh. blieb plattgedrückt.

Nun Unterdruck: rh. schwoll vom Hinterende her auf und gab dann eine Luftblase nach der andern in die Leibeshöhle ab.

Nach Wiederherstellen des Normaldruckes sind die Gasblasen immer noch von ansehnlicher Größe und werden vom Blute erst im Laufe der nächsten Tage aufgezehrt. Tiere, die einmal Gasblasen gebildet haben, d. h. deren Tb. leck sind, bilden sie das nächste Mal viel schneller, da jetzt der Widerstand der Tb.-Wände nicht mehr überwunden zu werden braucht.

Auch mit Urethan betäubte Tiere bilden in Unterdruck Gasblasen, ja sogar Larven, die durch Hitze getötet sind, tun es noch. Also ist diese Gasabscheidung offenbar nicht an die lebende Zelle gebunden, sondern wohl einfach als ein physikalischer Vorgang aufzufassen. Nichtsdestoweniger könnte sie im Leben des Tieres eine

Rolle spielen. Doch möchte ich hierauf nicht eher eingehen, als bis ich gewisse analoge Erscheinungen bei den ganz jungen Larven und den Puppen besprochen habe.

g) Widerstandskraft gegen Gifte, Hunger u. a.

Auf das Verhalten gegen Gifte, das mit der Atmung weniger zu tun hat, würde ich kaum näher eingehen, wenn es mir nicht darauf ankäme, zu zeigen, daß die scheinbar so zarte Körperwand von *Corethra* wider Erwarten recht undurchlässig ist. Selbst für Wasser kann sie nicht besonders durchlässig sein, denn Tiere, die man in reines Glycerin bringt, schrumpfen erst nach einigen Stunden.

Auch die Durchlässigkeit für Luft kann nicht so groß sein, wie man immer gedacht hat, denn sonst müßten die im vorigen Abschnitt besprochenen Gasblasen, die im Körper des Tieres so starken Überdruck erzeugen, vom umgebenden Wasser nach Wiederherstellen des Normaldruckes schneller wieder aufgelöst werden.

Recht auffallend ist ferner die geringe Wirkung der üblichen Betäubungsmittel, wie Orthoform, Äthylurethan u. a., auf die Larven, und ebenso bemerkenswert ist die Tatsache, daß Corethren es in fauligem, verschmutztem Wasser aushalten, nachdem alles andere Plancton längst abgestorben ist.

Den Einfluß solchen Wassers auf das Pigment habe ich schon in Abschnitt b erwähnt. Übrigens beweist dieser Fall, daß obendrein die Gewebe, wenn endlich doch Giftstoffe eindringen, eine starke Widerstandskraft entfalten; denn es dauert lange, bis die Larven, deren verblaßtes Pigment vom Eindringen schädlicher Stoffe zeugt[1]), wirkliche Krankheitssymptome zeigen.

Über den geringen Einfluß von Alkohol kann ich folgenden Versuch anführen:

Versuch 21.

14. Nov. 1913. 3 h 50′. Eine Larve in 50% Alkohol, sie sinkt zu Boden und bewegt sich lebhaft.

4 h 30′. Krampfartige Zuckungen.

5 h. Regungslos. Herz und Darm unbewegt. Tier nun in Wasser gebracht: es treibt an der Oberfläche.

---

1) In bloß entlüftetem Wasser bleibt nämlich die Pigmentfarbe unverändert.

15. Nov. 9 h 20′. Lebhafte Muskelzuckungen. Darm ganz schwach bewegt. Tier noch zu leicht.
17. Nov. Vollständig erholt.
Das Tier lebte noch Jan. 1914.

Im Zusammenhang mit dieser außerordentlichen Widerstandskraft steht sicher, daß Vitalfärbungen bei *Corethra* so schlecht angreifen. Von allen Farben, die ich anwandte, rief eigentlich nur Methylenblau in ziemlich starker Lösung eine Färbung hervor. Es färbte den mittleren Teil des Darmes und die Önocyten.

Das Verhalten der *Corethra* gegen Hunger muß ich schon deshalb schildern, damit es nicht scheint, als ob ich diesen Punkt in den vorhergehenden Abschnitten aus Versehen unberücksichtigt gelassen hätte. Tatsächlich können die Tiere es so lange ohne Nahrung aushalten, daß ich berechtigt war, den Nahrungsmangel z. B. bei den von der Luft abgeschlossenen Tieren zu vernachlässigen. Ich führe den folgenden Fall an, der auch sonst nicht ohne Interesse sein dürfte.

Versuch 22.

4. Dez. 1913. Der Pharynx war infolge von Gasblasenbildung bei Unterdruck ausgestülpt worden und blieb dauernd so, wohl durch Zerreißen der Rückziehmuskeln.
20. Dez. Tier wohlauf. Tb. sämtlich luftgefüllt, obwohl sie am 4. Dez. geplatzt waren. Tier etwas schwerer als Wasser.
18. Jan. 1914. Tier gesund, leichter als Wasser. Der noch immer ausgestülpte Pharynx macht peristaltische Bewegungen.
Das Tier starb in der 2. Hälfte des Januar.

Bemerkenswert ist, daß das Tier schließlich zu leicht wurde. Das war nach sehr langem Hungern stets der Fall, ohne daß deshalb Krankheit vorzuliegen brauchte. Offenbar ist es der *Corethra* nicht möglich, ihre Tb. so weit zu verkleinern, daß sie den durch Hungern abgemagerten Körper im Gleichgewicht halten. Da aber, wie ich später in Abschnitt III d zeigen werde, bei hungernden Tieren zunächst eine gewisse Verkleinerung der Tb. stattfindet, so spielt Leichterwerden durch Hunger im normalen Leben wohl kaum eine Rolle.

Gegen Verletzungen ist die *Corethra* ebenso empfindlich wie andere Insectenlarven. Da das Blut schwerer als Wasser ist, steigt eine verwundete *Corethra* sofort an die Oberfläche. Die Gewichtsverminderung hierbei ist so groß, daß ich zuerst glaubte, es handele

sich um eine Vergrößerung der Tb., aber Messungen zeigten mir, daß das nicht der Fall ist.

III. Die Füllung und das Wachstum der Blasen.

a) Entwicklung bis zum Verlassen des Eies.

Es ist nicht schwer, die Corethren in der Gefangenschaft zur Eiablage zu bringen. Setzt man eine reichliche Menge Puppen in ein bedecktes, warm stehendes Aquarium, das nur zur Hälfte voll ist, so sind alle Bedingungen erfüllt: die Imagines schlüpfen aus, und nach nicht langer Zeit legen die Weibchen runde, scheibenförmige Gelege mitten aufs Wasser.

Einige Male hatte ich Gelegenheit, die Eiablage zu beobachten. Das ♀ sitzt auf dem Wasser, ohne dessen Oberfläche mit dem Hinterende zu berühren, und läßt alle 2 Sekunden ein Ei fallen. Auf dem Wasser ordnen sich die Eier von selbst zu einer rund-

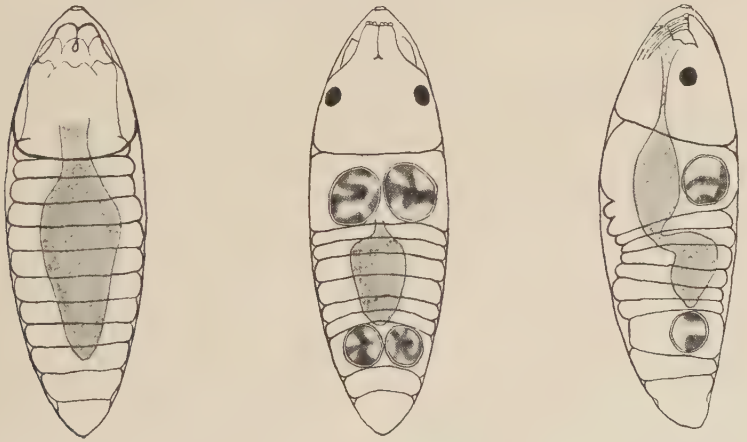

Fig. K.

Embryonen. Zeichenokular. 100:1.

a früheres Stadium, dorsal. b spätes Stadium, kurz vor dem Schlüpfen, dorsal. c dasselbe, von links.

lichen Scheibe an. Manchmal, wenn die schon gelegten Eier nicht ordentlich auseinanderweichen, bilden die zuletzt geborenen einen kleinen Knopf auf der Mitte der Scheibe.

Kurz nach der Ablage sind die Eier schneeweiß, die Farbe

geht aber noch am 1. Tage in Braun über und wird schließlich tiefschwarz.

Legen unbefruchtete ♀♀ ihre Eier ab, so bleiben diese meist weiß und sinken zu Boden, doch kommen auch schwarze, schwimmende Gelege zustande, die von den befruchteten mit bloßem Auge nicht zu unterscheiden sind. Aber trotzdem es recht häufig zur Ablage unbefruchteter Eier kommt (von 20 isolierten ♀ laichten 8), sah ich diese sich nie entwickeln.

Die Entwicklung der Eier dauert 3—4 Tage. Fig. Ka zeigt ein frühes Stadium, auf dem weder von den Augen, noch von den Tb. etwas zu sehen ist. Die Tb. erscheinen nicht viel später als längliche Säckchen und werden im weiteren Verlauf des Embryonallebens kugelrund, wie es Fig. Kb u. c zeigen. Auf diesem Stadium sind sie bekanntlich noch nicht mit Luft gefüllt, sondern enthalten eine Flüssigkeit, die etwas stärker lichtbrechend ist als Wasser. MEINERT bezeichnet sie als Serum. Dorsal auf den Tb. sind bereits einige Pigmentzellen zu sehen, welche aber noch nicht sehr dunkel sind.

Fig. Kc zeigt ferner, daß die junge Larve im Ei stark zusammengepreßt ist und daß das 10. Segment die benachbarten an Dicke weit übertrifft.

In der Schale der Eier müssen starke Spannungen bestehen, denn wenn man ein Ei mit dem Deckglas zerdrückt, so zerspringt die Schale in viele Stücke, und jedes Bruchstück rollt sich sofort zu einem engen Röhrchen ein.

b) Erste Füllung der Blasen.

Das Aufspringen der Eier geschieht in der Weise, daß die Schale der ganzen Länge nach ventral aufreißt und beide Ränder des Risses sich einrollen. So entsteht ein ziemlich schmaler Spalt, durch den das Tier sich hindurchzwängen muß. Die Eier an der Peripherie des Geleges bersten zuerst, die in der Mitte liegenden zuletzt.

Die jungen Corethren schlüpfen mit dem Hinterende voran, und es bereitet ihnen sichtlich große Mühe, den dicken Kopf aus der Schale zu befreien, die sich jetzt nach Form und Lage am besten mit einem gekenterten Boot vergleichen läßt. Ich lege Wert darauf, festzustellen, daß das Auskriechen gelegentlich eine halbe Stunde dauert und daß die Tiere, um freizukommen, mit dem Körper fortwährend heftige Bewegungen machen müssen.

Zunächst sind nun die jungen Tiere schwerer als Wasser, weil ihre Tb. noch nicht gefüllt sind, aber da sie fortwährend lebhaft schlängelnde Körperbewegungen ausführen, welche sehr an die der Chironomuslarven erinnern, so fällt dem Beschauer der Mangel des Schwebvermögens kaum auf.

Die Füllung der Tb. mit Luft erfolgt meist binnen 5 Minuten nach dem Schlüpfen, kann aber gelegentlich viel länger auf sich warten lassen. Hat man indes eine genügende Anzahl schlüpfender Tiere im Gesichtsfeld, so gelingt es bei einiger Geduld nicht schwer, die Füllung selbst zu beobachten.

Sie geschieht in völlig anderer Weise, als ich erwartet hatte. Das Tracheensystem nämlich, welches nach einigen Autoren auf diesem Stadium aus zwei soliden Strängen besteht und nach den Angaben anderer überhaupt erst viel später angelegt wird, ist nicht nur schon vorhanden, sondern auch bereits funktionsfähig, und, um es kurz zu sagen, mit Hilfe des Tracheensystems erfolgt die Füllung der Tb.

Der ganze Vorgang spielt sich so rasch ab, daß ihm das Auge kaum folgen kann. Der caudal von den Hb. liegende Teil der Tracheenlängsstämme füllt sich plötzlich von hinten her mit Luft, und unmittelbar darauf tritt auch schon in beide Hb. durch die Mündungsstelle der Längsstämme eine winzige Luftblase ein. 2 bis 3 weitere Bläschen füllen die Hb., und nun sieht man 2 feine Luftsäulen in den Tracheenlängsstämmen des 10. bis 3. Segments nach vorn schießen und die Vb. in gleicher Weise füllen (Fig. L).

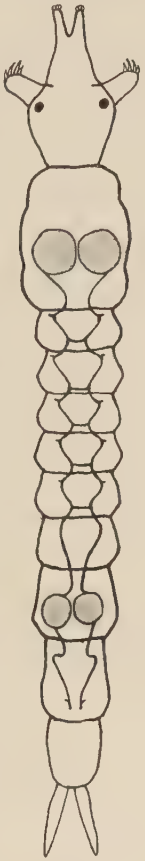

Fig. L.
Schema des Tracheensystems in der 1. Haut. soweit es sich bei der Füllung der Tb. mit Luft füllt.

Kaum sind die Tb. voll, dann verschwinden die Luftsäulen aus den Tracheen wieder so schnell, wie sie auftraten, und zwar gewöhnlich auch in gleicher Richtung, nämlich von hinten nach vorn. Zu ihrem Verschwinden trägt sicher das Blut bei, welches zurückgebliebene Reste von ihnen in kürzester Zeit auflöst.

In dieser vorübergehenden Weise füllen sich nicht nur die Längsstämme selbst, sondern auch Querverbindungen im 4.—8. Segment und außerdem die Abzweigungsstellen der Seitenäste (Funiculi) in den gleichen Segmenten. Fig. L zeigt, daß die Tb. etwas schräg

in den Verlauf der Längsstämme eingeschaltet sind, und diese schräge Lage hat vielleicht Weismann veranlaßt zu glauben, sie hingen nicht mit ihnen zusammen.

Die Füllung geht also von der Stelle aus, die dem Atemrohr der anderen Culicidenlarven (*Culex*, *Mochlonyx* etc.) entspricht, und das legt den Gedanken nahe, daß etwa auch das Stigma hier gar nicht rudimentär sei, sondern sich an der Wasseroberfläche öffne und so die Luft in die Tracheen gelangen lasse. Es ist aber leicht zu zeigen, daß von einem mit der atmosphärischen Luft in Verbindung tretenden Stigma hier nicht die Rede sein kann, denn die Füllung der Tb. erfolgt in genau gleicher Weise unter dem Deckglas und tief unter der Wasseroberfläche. Wichtig scheint mir, daß die Luftsäulen sich im 11. Segment am längsten halten, trotzdem das Blut sie doch sicher ebenso schnell aufzulösen bemüht ist wie die in den anderen Segmenten, welche sofort merklich kürzer werden, wenn sie nicht mehr in Verbindung miteinander stehen.

Um jedoch in betreff des Ortes, wo die zur Füllung dienende Luft erzeugt wird, ganz sicher zu gehen, habe ich noch einige einfache Experimente mit Larven angestellt, die kurz vor der Füllung standen.

Versuch 23.

Kopf kurz vor der Füllung abgeschnitten. Gleich danach füllten sich die Hb. und kurz darauf auch die Vb. in durchaus normaler Weise.

Versuch 24.

Larve mitten durchgeschnitten. Kurz darauf regelrechte Füllung der Hb., während die Vb. leer blieben.

Der Versuch wurde an einem andern Tier mit gleichem Erfolge wiederholt.

Versuch 25.

Körper im 11. Segment, dicht hinter den Hb., durchgeschnitten. Tier verhältnismäßig wenig geschädigt, bewegt sich lebhaft.

Weder Hb. noch Vb. füllten sich.

Man kann demnach nicht wohl umhin, eine Art von Gasdrüsen anzunehmen, welche in der Nähe des rudimentären Stigmas im 11. Segment liegen müssen. Die morphologische Untersuchung zeigt leider nichts weiter als einen Haufen großer kugliger Zellen, der wie eine Verdickung der Hypodermis aussieht und die Tracheenlängsstämme eine kurze Strecke weit begleitet.

Jedenfalls ist an einer aktiven Ausscheidung von Gas nach den Versuchen 23—25 nicht zu zweifeln. Es scheint sich um den plötzlichen Zerfall einer chemischen Verbindung zu handeln, denn das Wachsen der Gasmenge erfolgt zu rasch, als daß es auf das bloße Vorhandensein einer semipermeablen Membran zurückgeführt werden könnte. Auch werde ich nachher einen Versuch anführen, der beweist, daß das Gas vor der Abscheidung bereits in irgendeiner Form, sei es nun physikalisch oder chemisch, gespeichert sein muß, um sich dann so plötzlich abscheiden zu können.

Einigermaßen rätselhaft ist der Verbleib des in den Tb. befindlichen Serums. Wiederholte Messungen ergaben, daß bei der Füllung keine Größenzunahme der Tb. erfolgt. So bleibt nur die Annahme, das Serum werde durch irgendeine Öffnung des Tracheensystems, etwa die Bruststigmen, aus dem Körper abgeschieden oder diffundiere durch die Blasenwand ins Blut. Letzte Behauptung scheint zwar bei der gar nicht genug hervorzuhebenden Schnelligkeit, mit der die Füllung verläuft, etwas seltsam, hat aber fast ebenso viel für sich wie die Annahme excretorisch tätiger Stigmen. Übrigens ist hier zu erwähnen, daß das Serum wenigstens aus den Vb. nicht sofort völlig verschwindet, sondern daß außen hinten an jeder Vb. zunächst eine kleine Flüssigkeitskalotte zurückbleibt.

Da mir sehr viel daran lag, zu wissen, ob das Tier die Luft aus dem umgebenden Wasser bezieht oder im eigenen Körper erzeugt, so stellte ich über diesen Punkt einige Versuche größeren Maßstabes mit luftfreiem Wasser an.

Versuch 26.

10 h. 40—50 schlüpfende Larven und Eier in frisch entluftetes Wasser. Tb. aller Tiere noch ohne Luft.

10 h 2′. Die Tb. eines Tieres (A) füllen sich mit Luft. A war etwas früher geschlüpft und daher länger als die andern mit dem lufthaltigen Wasser in Berührung gewesen.

10 h 8′. A und 2 andere Tiere schwimmen frei im Wasser umher.

10 h 20′. Viele Tiere schwimmen frei umher, aber außer A hat keins Luft in den Tb. Die Tiere des Kontrollversuchs (vom selben Gelege stammend, in lufthaltigem Wasser) hatten um diese Zeit größtenteils schon gefüllte Tb.

11 h. Fast alle geschlüpft. Außer A alle ohne Luft und infolgedessen zu schwer, sinken mit dem Kopf voran. Alle Tiere sehr lebhaft und trotz des luftarmen Wassers in keiner Weise geschädigt. Auffallend ist die stark positive Phototaxis der „ungefüllten“ Larven.

11 h 45′. Alle geschlüpft, äußerst lebhaft, positiv phototaktisch.

Tb. nur bei A gefüllt, während die Kontrolltiere nunmehr sämtlich gefüllte Tb. haben.

12 h. In lufthaltiges Wasser: binnen einer Minute füllen fast alle Tiere ihre Tb. mit Luft; Leichterwerden mit bloßem Auge zu erkennen.

12 h 5′. Alle Tiere haben luftgefüllte Tb., schweben im Wasser, sind durchaus nicht mehr phototaktisch.

Versuch 27.

30 Tiere desselben Geleges, die zu verschiedener Zeit geschlüpft waren, aber sämtlich noch ungefüllte Tb. hatten, in luftfreies Wasser. 2 Tiere, die nachweislich schon seit längerer Zeit geschlüpft waren, füllten ihre Tb. einige Minuten, nachdem sie von der Luft abgeschlossen wurden. Die Füllung erfolgte in durchaus normaler Weise.

Im übrigen verlief dieser Versuch durchaus wie der vorhergehende.

Aus diesen Versuchen geht einerseits klar hervor, daß die ins Tracheensystem abgeschiedene Luft aus dem umgebenden Wasser stammt, andrerseits zeigen sie aber auch, daß der Füllung der Tb. eine Aufspeicherung von Luft in den Gasdrüsen vorangeht, denn sonst hätte es unmöglich bei einigen Tieren im entlüfteten Wasser zur Füllung kommen können.

Bemerkenswert ist auch, daß die anderen Tiere ihre Blasen nicht wenigstens teilweise füllten, obwohl sie doch vorher gewiß Gelegenheit gehabt hatten, mit lufthaltigem Wasser in Berührung zu kommen und etwa soviel Luft aufzuspeichern, wie zur Füllung der Hb. nötig ist. Offenbar beginnen die Tiere nicht eher, Gas nach innen abzuscheiden, als bis sie genug davon beisammen haben.

Nach alledem dürfte es sich wohl weniger um einen physikalischen Prozeß als um einen chemischen Vorgang innerhalb der lebenden Zelle handeln. Die Speicherung besteht offenbar im Aufbau jener labilen Verbindung, von der ich vorhin sprach, und sicher ist Sauerstoff zu ihrer Synthese nötig. Es ist anzunehmen, daß die lebhaften Körperbewegungen beim Auskriechen eine ziemlich wesentliche Rolle bei der Füllung der Tb. spielen, indem sie die Gasdrüsen in innige Berührung mit dem Wasser bringen. Das Tier wird merklich ruhiger, sobald seine Tb. gefüllt sind.

Es wäre interessant, zu untersuchen, ob die Füllung auch bei Larven vor sich geht, die in einer reinen Stickstoffatmosphäre geschlüpft sind. Krogh hat (1911) in den Tb. erwachsener Tiere ein Gasgemisch nachgewiesen, das der atmosphärischen Luft an Zusammensetzung sehr ähnlich ist und nur etwas mehr Stickstoff (83,5 % im Mittel) enthält. Er hat aber zugleich auch gezeigt, daß

die Partialdrucke der im umgebenden Wasser gelösten Gase sich alsbald in den Tb. ebenfalls herstellten. Es ist daher sicher, daß sich auch in den Tb. junger Tiere nach einiger Zeit atmosphärische Luft befinden muß. Trotzdem wird zur ersten Füllung vermutlich ein einziges Gas verwandt werden, über dessen Art die Methode Krogh's vielleicht Aufschluß geben könnte.

Jenes seltsame phototaktische Verhalten der jüngsten Larven, wie es in Versuch 26 geschildert ward, ließ fast vermuten, daß Belichtung zum Zustandekommen der Füllung nötig sei, doch konnte ich feststellen, daß sie auch im Dunkeln vor sich geht. Vielleicht soll der Phototropismus die Larven in höhere, sauerstoffreichere Wasserschichten führen.

Interessant ist, daß das entlüftete Wasser die einmal abgeschiedene Luft nicht aus den Tb. herausziehen kann. Die Blasenwand muß in der 1. Haut recht stark sein, denn selbst nach mehrtägiger Einwirkung ausgekochten Wassers wurde gefüllten Tb. ihre Luft gewöhnlich nicht entzogen. —

Man hätte erwarten können, daß bei Anwendung von Unterdruck frisch geschlüpfte Tiere ihre Tb. sofort füllen würden, aber die Druckänderungen blieben in dieser Hinsicht ohne jeden Erfolg, wohl ein weiterer Beweis gegen rein physikalische Abscheidung. Dagegen war das Ergebnis sehr merkwürdig, als ich die Tiere zwang, die erste Füllung bei verändertem Druck vorzunehmen.

Versuch 28.

24. Mai. Ein halbes Gelege mit weit entwickelten Embryonen wird einem Überdruck von + 56 cm Hg unterworfen und bei diesem Druck belassen.

25. Mai. Alle Larven geschlüpft, ziemlich matt, Tb. sämtlich gefüllt. Tiere schweben im Wasser.

Normaldruck hergestellt: Alle Tiere werden sofort zu leicht, vielen platzen die Tb. und das austretende Gas hat das 10—20fache Volumen der Tb.

Versuch 29.

24. Mai. Die andere Hälfte des Geleges von Versuch 28 in Unterdruck (— 44 cm Hg).

25. Mai. Alle geschlüpft, Tb. gefüllt. Schweben im Wasser.

Normaldruck hergestellt: Tiere werden schwerer als Wasser.

Das Resultat von Versuch 29 ist nicht schwer zu verstehen. Es wurde vermutlich zuerst das gewöhnliche Quantum Luft in die

Tb. abgeschieden, und hierdurch entstand ein Druckgefälle zwischen dem Innern der Tb. und der Umgebung. Eine Diffusion von Gas nach außen mußte die Folge sein, und somit liegt hier nur ein Spezialfall der in Abschnitt II d geschilderten automatischen Regulation vor.

Weniger leicht ist Versuch 28 zu deuten. Sobald freilich die Tb. einmal mit Luft gefüllt und irgendwie abgeschlossen waren, mußte ja die Luft aus der Umgebung in sie hineindiffundieren, bis der Druckunterschied ausgeglichen war. Das Auffallende ist, daß die Füllung trotz des entgegenstehenden Druckes überhaupt zustande kam. Man muß vielleicht annehmen, daß die Tätigkeit der abscheidenden Elemente spontan eine Verstärkung oder auch bloß zeitliche Ausdehnung erfahren hat.

Jedenfalls ist es wichtig, daß die Tb. sich auch bei erhöhtem Druck füllen können und daß das Gas in den Tb. unter demselben Druck steht, der in der Umgebung herrscht. Ich erinnere hier nochmals an das von WESENBERG sorgfältig untersuchte Vorkommen von Corethren in 30—40 m Tiefe. Nach dem Vorhergehenden scheint mir kein Grund mehr zu der Annahme, daß der hydrostatische Apparat der Tiefencorethren abweichend vom Typus gebaut sei.

Dies ist wohl auch der Ort, das Verhalten der fertig mit Luft gefüllten jungen Larven bei Druckänderung zu besprechen. Ihre Tb. zeigen sich auch hier auffallend widerstandsfähig. Man muß schon recht starken Unterdruck anwenden, um sie zum Platzen zu bringen, und erreicht in der Regel nur, daß sie sich in der Längsrichtung des Körpers ausdehnen und Spindelform annehmen. Die Längsstämme der Tracheen füllen sich nicht, wenn die Luft in den Tb. durch Unterdruck gedehnt wird, die Tb. müssen also wohl unmittelbar nach der Füllung sehr fest verschlossen werden, was ja auch schon deshalb nötig ist, weil das Blut sonst die Luft aus ihnen herauslösen würde.

c) Anzahl der Häutungen.

Es ergab sich von selbst, daß ich die einzelnen Stadien in der weiteren Entwicklung der Larven genauer kennen lernen mußte, wenn ich über das Wachstum der Tb. Klarheit haben wollte. Ich hatte mich zuerst auf die Angaben WEISMANN's verlassen, aber leider sind ihm in diesem Punkte einige Irrtümer untergelaufen.

WEISMANN zählt 5 Larvenhäute (p. 71), während es nach meinen Beobachtungen nur 4 gibt. Außerdem hat er offenbar die beiden

letzten Stadien zusammengeworfen, denn er gibt an (p. 51), daß die Plättchen am Stirnfortsatz, die ich im Abschnitt II a erwähnt habe, erst bei der letzten Häutung auftreten, während sie sich in Wirklichkeit schon auf dem 3. Larvenstadium finden.

Nachstehend gebe ich einen kurzen Überblick über das Aussehen der 4 Stadien. Die Zahlen, die das Wachstum der Körperlänge und des Kopf- und Brustabschnitts von einer Häutung bis zur anderen angeben, sollen nur als Anhaltspunkte dienen.

1. Haut. Körperlänge 1100—3100 μ.

Kopf und Brust 380—960 μ.

Stirnfortsatz trägt weder Plättchen noch schilfblattähnliche Borsten, sondern nur jederseits ein Haar. Oberlippe ohne Borsten, aber mit kleinen Kämmchen an ihrer Spitze. Steuerruder aus weichen, ungefiederten Haaren bestehend. Schwanzborsten ungefiedert. Haken am Hinterende fehlen, Kämme schon ausgebildet. Letztes Segment etwas ventralwärts herabgebogen, ähnlich wie bei *Culex*. Facettenaugen fehlen.

Tb. nicht nierenförmig, zeigen keine Spiralfäden. Bulbi fehlen. Tracheen kurz nach dem Schlüpfen vorübergehend gefüllt.

2. Haut. Länge 3200—4800 μ.

Kopf und Brust 1000—1450 μ.

Borstenbündel am Ventralrand des Stirnfortsatzes vorhanden, Plättchen noch nicht. Steuerruderhaare und Schwanzborsten gefiedert. Haken am Hinterende vorhanden. In dieser Haut werden die Facettenaugen ausgebildet.

Tb. mit Spiralfäden, nierenförmig gekrümmt. Bulbi fehlen. Tracheen ungefüllt.

3. Haut. Länge 5000—7000 μ.

Kopf und Brust 1550—2350 μ.

Plättchen vorhanden.

Bulbi fehlen noch. Nur im Kopf gefüllte Tracheen.

4. Haut. Länge 8000—13000 μ.

Kopf und Brust 2450—4000 μ.

Bulbi vorhanden. In jedem Segment gefüllte Tracheen.

Imaginalscheiben, Anlagen der Nackenrohre usw. treten hervor. Im übrigen vgl. Abschnitt II a und b.

Selbst bei bester Pflege und warmer Witterung dauerte die Entwicklung im Aquarium beinahe 2 Monate. Das nachstehend angeführte Tier war mit Nahrung stets reichlich versehen.

Versuch 30.

2. Mai. Eiablage.
6. Mai. Aus dem Ei geschlüpft.
16. Mai. Erste Häutung.
23. Mai. Zweite Häutung.
30. Mai. Dritte Häutung.
22. Juni. Verpuppung.
25. Juni. Imago geschlüpft.

Die 1. Häutung erfolgt in der Regel etwas früher als bei diesem Tier, aber daß sie schon am 2. Tage vor sich gehe (Weismann, p. 71), fand ich nie bestätigt.

Bei Nahrungsmangel oder zu tiefer Temperatur wird die Entwicklung nicht nur verlangsamt, sondern bleibt sogar völlig stehen. Infolgedessen überdauern die Corethren in der letzten Larvenhaut den Winter, ohne von den Organen der Puppe mehr als schwache Anlagen auszubilden. Wie es allerdings kommt, daß sich in der kalten Jahreszeit nur Larven in der 4. Haut vorfinden und daß die Corethren, die man im Freien zusammen findet, fast durchweg auf ein und demselben Stadium stehen, bedarf noch der Erklärung.

Die Versuche, welche zur Aufstellung der vorliegenden Daten und zur Ermittlung der im nächsten Abschnitt beschriebenen Verhältnisse dienten, wurden mit isolierten Tieren und zwar in folgender Weise ausgeführt.

Jedes Tier befand sich in einem zylindrischen Gläschen von 6 cm Höhe und 2,5 cm lichter Weite, also in einer Wassermenge, die bei der geschilderten Anspruchslosigkeit der *Corethra* völlig ausreichte. In alle Gläser gab ich eine Elodearanke und als Futter in der Regel Daphnien, nur die Tiere in der 1. Haut erhielten große Infusorien. Die Daphnien mußten täglich durch frische ersetzt werden, denn sie starben binnen 24 Stunden fast alle ab, vermutlich weil die Corethren nach jeder vorüberschwimmenden hackten. Das Wasser wurde ebenfalls täglich zum Teil erneuert.

Die Beobachtung geschah dann so, daß das Tier mit einem Glasröhrchen herausgefangen und in eine sogenannte feuchte Kammer (auf den Objektträger geklebter Glasring mit Deckglas, hier völlig mit Wasser gefüllt) gebracht wurde, wo die nötigen Messungen usw. mit ausreichender Genauigkeit und ohne Schädigung des Tieres vorgenommen werden konnten. Durch Umlegen des Mikroskops wurde, da die Larven sich stets mit dem Rücken nach oben einstellen, seitliche Beobachtung auf die einfachste Weise ermöglicht, was bei

anderen Larven wohl nur durch Anpressen hätte geschehen können.

Auf diese Weise habe ich von Anfang Mai bis Mitte Juli 1914 rund 30 Tiere auf längere Zeit unter ständiger Beobachtung gehalten und gefunden, daß sie diese Lebensweise recht gut vertragen und nur bis zur 1. oder 2. Häutung etwas anfällig sind.

d) Wachstum der Blasen.

In Abschnitt I habe ich bereits erwähnt, daß die *Corethra*-Larve während ihres ganzen Lebens das gleiche spezifische Gewicht hat wie das Wasser, und es ist vielleicht kaum nötig, auszuprechen, daß sie dies durch eine entsprechende Vergrößerung ihrer Schwimmblasen zustande bringt. Tatsächlich wachsen z. B. die Vb. von rund 60 μ Länge, die sie unmittelbar vor oder nach der Füllung haben, im Laufe der Larvenentwicklung bis auf ca. 850 μ!

Um es kurz zu sagen, bei allen Häutungen der Larve häuten sich die Tb. ebenfalls. Aber durch diesen Prozeß, den ich natürlich noch genauer schildern werde, kommt die eigentliche Vergrößerung gar nicht zustande, sondern er gibt gewissermaßen nur die Möglichkeit dazu. Es ist ja auch klar, daß mit einer derartigen ruckweisen Vergrößerung dem Tier durchaus nicht geholfen sein würde.

Tatsächlich wachsen die Tb. einer unter normalen Verhältnissen lebenden, gesunden *Corethra* jeden Tag um ein erhebliches, gut meßbares Stück in die Länge, und in der Zeit von einer Häutung bis zur nächsten vergrößern sie sich gewöhnlich um mehr als 100 % (!). Dieses auffallend starke Wachstum findet in ganz derselben Weise statt wie die in Abschnitt II beschriebenen künstlichen Größenänderungen der Tb., nämlich so, daß die Dicke sich nahezu gleichbleibt und nur die Länge und zugleich die Krümmuug erheblich zunimmt (vgl. Fig. G).

Unmittelbar nach den Häutungen nämlich haben die Tb. eine nahezu kuglige Form und erscheinen von oben gesehen sogar als Ellipsen, deren Hauptachsen senkrecht zur Längsachse des Körpers verlaufen (Fig. Mb). In dem Maße nun, wie das Tier selbst wächst, werden die Tb. länglicher, und nach wenigen Tagen sehen sie von oben etwa birnförmig aus (derart, daß, um im Bilde zu bleiben, der Fruchtstiel bei den Vb. nach vorn, bei den Hb. nach hinten weist). Späterhin wird die Form in Dorsalansicht spitz elliptisch, dann rundlich elliptisch und endlich ganz lang und schmal.

Die Dicke der Tb. bleibt während der ganzen Zeit fast unverändert, nur eine ganz geringe Zunahme ist zu konstatieren. Ich führe hier keine Zahlen an, weil ich das erst nachher tun möchte, wenn ich die Häutungen besprochen habe.

Es fragt sich nun: wie kommt dieses kontinuierliche und so überaus zweckmäßige Wachstum der Tb. zustande? Meiner Ansicht nach kann es da nur zwei Möglichkeiten geben. Entweder wird durch irgendwelche Drüsen oder auch von der Matrix selbst Gas in das Innere der Tb. abgeschieden und so eine passive Dehnung der Blasenwand hervorgerufen, oder es ist gerade umgekehrt, d. h. der Hohlraum der Tb. vergrößert sich durch Quellung ihrer Wände, und die Folge ist ein innerer Unterdruck, der natürlich Abscheidung von Gas aus dem Blute in die Tb. bewirken muß.

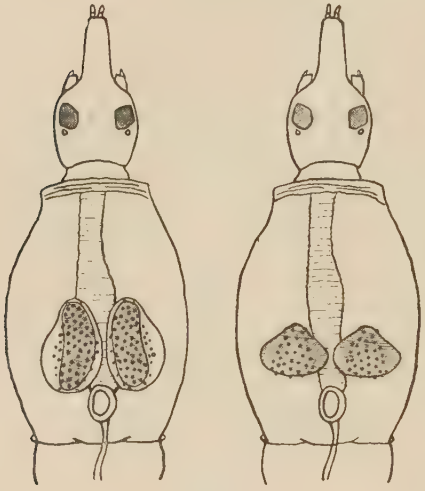

Fig. M.
Schema der Blasenhäutung.

Letzte Auffassung hat sich mir als die richtige erwiesen. Die erste Annahme wird vielleicht am einfachsten dadurch ad absurdum geführt, daß eine angestochene Tb. ihr altes Volum beibehält, während sie doch sofort zusammensinken müßte, wenn sie ihre Größe nur dem Druck der in ihr eingesperrten Gase verdankte. Außerdem haben wir in Abschnitt II c gesehen, daß die Blasenwand für Luft recht durchlässig ist. Eine passive Dehnung der Blasenwand würde daher nach kurzer Zeit wieder zurückgehen.

Eine recht wesentliche Unterstützung erfährt meine Quellungstheorie ferner dadurch, daß sich während des Wachstums an der Blasenwand erhebliche Strukturveränderungen vollziehen, die sicher auf nichts anderes als eine Quellung zurückgeführt werden können. Während die Spiralfäden nämlich kurz nach einer Häutung so dünn sind und so dicht zusammenliegen, daß sie nur bei starker Vergrößerung sichtbar werden, wachsen sie nach und nach stark in die Breite und erreichen schließlich wohl das Sechsfache ihrer ursprünglichen Dicke.

Da das gleichzeitige Längenwachstum der Spiralfäden äußerst schwach ist, so muß man entweder annehmen, daß sie eine spezifische Struktur besitzen, durch die eine Quellung nur in die Breite ermöglicht wird, oder vermuten, ihr Dickenwachstum erfolge durch An- oder Einlagerung fester Stoffe.

Daß jedenfalls „Quellung", also Vergrößerung durch Aufnahme von Flüssigkeit, im Spiele ist, geht u. a. schon daraus hervor, daß die Blasenwand auch dann noch zu wachsen vermag, wenn die Matrix, die doch allein eine Ablagerung bewirken könnte, ihr nicht mehr fest anliegt (s. u.: Häutung, z. B. Vers. 34).

Ich bezeichne im Folgenden das Wachstum der Blasenwand durchweg als Quellung, ohne Rücksicht darauf, daß vielleicht zeitweise auch eine Anlagerung fester Materie erfolgt. Eine Entscheidung über diesen Punkt wird erst möglich sein, wenn genaue Forschungen über die feinste Struktur der Tracheen vorliegen.

Die Quellung darf demnach als Ursache des Wachstums der Tb. angesehen werden. In ihr sehe ich zugleich auch das Mittel, wodurch verhindert wird, daß das Blut den Tb. ihren gasförmigen Inhalt entzieht; denn der Unterdruck, den die Quellung erzeugt, wird dem Hunger des Blutes nach Luft gerade die Wage halten, bzw. stärker sein als er, wenn die Tb. wachsen sollen. Daß die Quellung starke Kräfte in Bewegung zu setzen vermag, haben wir ja schon in Abschnitt II e bei Besprechung des Verhaltens in entluftetem Wasser gesehen, wo eine Vergröserung der Tb. erfolgte, trotzdem das Wasser sie zu verkleinern bestrebt war.

Jedoch möchte ich damit nicht sagen, daß durch die luftgefüllten Ausläufer, welche die Tb. in der 4. Haut besitzen, nicht auch Luft ins Blaseninnere gelangen könnte, sondern ich bin im Gegenteil der Ansicht, daß dies normalerweise vorkommt, und die Versuche im folgenden Abschnitt sollen mir als Beweis dafür dienen. In der 1.—3. Haut aber, wo die Ausläufer nicht mit Luft gefüllt sind, fällt diese Möglichkeit ganz fort, und auch in der 4. Haut ist die Ursache des Tb.-Wachstums sicher ausschließlich in der Quellung zu suchen.

Von der wahrscheinlichen Rolle des Blutes bei der Quellung und von krankhafter Quellung der Tb. habe ich schon im Abschnitt II c gesprochen.

Erwähnung verdient vielleicht noch, daß das Wachstum der Tb. in der 1. Haut, trotzdem, wie erwähnt, typische Spiralfäden dort noch fehlen, in derselben Weise vor sich geht wie auf den

späteren Stadien, nämlich durch Strecken in die Länge bei gleichbleibender Dicke. Man kann das fast als Beweis dafür ansehen, daß auch hier latent eine Spiralstruktur vorhanden sein muß, und tatsächlich gewinnt man bei alten Tb. dieses Stadiums manchmal den Eindruck einer schwachen Ringelung. Die nierenförmige Einrollung der Tb., die später stets so deutlich wird, kommt bei den Tieren in der 1. Haut nicht vor, sondern die zuerst kugelrunden Tb. werden lang spindelförmig und bleiben gestreckt.

Ich komme nun zur Schilderung der Häutungen, deren jede Tb. bis zur Verpuppung 3 durchzumachen hat.

Wie es bei der Häutung der Tracheen allgemein üblich ist, hebt sich die Matrix allseitig von der Intima ab, und eine ihrer Zusammensetzung nach unbekannte Flüssigkeit, für die wieder der Name „Serum" am Platze ist, füllt den Raum zwischen beiden aus.

Soweit weicht die Häutung der Tb. nicht vom Typus ab. Ich habe aber schon oben bemerkt, daß eine Volumenvergrößerung der Tb. aus einleuchtenden Gründen bei der Häutung nicht erfolgen darf, und sie erfolgt denn auch wirklich nicht. Es ist sicher zweckmäßig, gleich hier zu erwähnen, daß die Larve vor, während und nach der Häutung weder zu schwer noch zu leicht ist, sondern in gewohnter Weise im Wasser schwebt.

Danach kann man sich vielleicht schon ausmalen, auf welche Weise die Häutung geschehen muß. Durch die Bildung der neuen Intima soll die Möglichkeit zu stärkerer Quellung geschaffen werden, und das kann nur dann gelingen, wenn die Dicke der Tb. vergrößert wird. Damit aber das Volum unverändert bleibt, muß diese Dickenvergrößerung auf Kosten der Länge geschehen.

Und so ist es in der Tat. Die neue Tb., welche begonnen hatte, sich allseitig von der alten abzuheben, wächst plötzlich in der Längsachse nicht mehr weiter, sondern wird nur immer dicker. Schließlich verkürzt sie sich sogar sehr stark und übt dadurch einen nennenswerten Druck auf die in ihr eingeschlossene alte Tb. aus, welche denn auch, von oben gesehen, unmittelbar vor der Häutung kürzer wird, weil sie an ihrem höchsten Punkte beinahe rechtwinklig einknickt (Fig. N).

Im weiteren Verlauf der Häutung, die durchaus nicht plötzlich, sondern ganz allmählich vor sich geht und sich eigentlich über mehrere Tage erstreckt, kommt es dann zu einer Zerreißung der alten Blasenhaut und demgemäß zu einer Füllung der neuen Tb. mit Luft. (Das „Serum" verschwindet in derselben rätselhaften

Weise wie bei der ersten Füllung. Hier liegt wohl nur die Möglichkeit vor, daß es von der Matrix durch die neue Blasenwand hindurch aufgesogen wird, ebenso wie es vorher in ihr Inneres diffundiert sein muß.) Die Häutung ist als vollendet anzusehen, wenn das Tier an Stelle seiner schmalen, langen ganz kurze, breite Tb. bekommen hat (Fig. M).

Um eine Vorstellung von den Größenverhältnissen der Tb. bei der Häutung zu geben, teile ich hier die Maße vor und nach der Erneuerung der Intima mit.

Versuch 31.

15. Mai. Vor der 3. Häutung. Kopf und Brust 2268 μ.

	Länge	Dicke	Volumen
rv.	403 μ	213 μ	18283707 μ^3
rh.	291 μ	168 μ	8213184 μ^3

16. Mai. Häutung vollzogen. Kopf und Brust 2551 μ.

	Länge	Dicke	Volumem
rv.	300 μ	280 μ	23520000 μ^3
rh.	186 μ	212 μ	8359584 μ^3

Das Volumen der Tb. wurde berechnet unter der Annahme, daß sich Höhe und Dicke der Blasen wie 1 : 1 verhalten. Wie man sieht, hat sich das Volumen von rh bei der Häutung fast gar nicht verändert; das von rv ist scheinbar um etwa $^1/_3$ gewachsen, das wird aber darauf beruhen, daß das Volumen von rh vor der Häutung in Wirklichkeit größer war, weil die gerade bei den Vb. so stark eingekrümmten Enden bei der Berechnung vernachlässigt wurden.

Es fragt sich nun vor allem, was bei der Häutung aus der alten Intima wird. Palmén meint, sie würde durch die Funiculi des 3. und 10. Segments aus dem Körper herausgezogen, aber eigentlich beweist das nur, daß er nie eine der ersten drei Häutungen zu beobachten Gelegenheit hatte. Denn tatsächlich kann von einem Abwerfen der alten Blasenwände nicht die Rede sein, diese bleiben vielmehr in den neuen Tb. liegen und sind auch nach der Häutung noch einige Tage lang deutlich zu sehen, da ihre breiten Spiralfäden unverkennbar hindurchschimmern.

Späterhin verschwinden sie dann vollständig. Man muß also, so seltsam es klingt, annehmen, daß die Wände der alten Tb. vom Organismus aufgelöst oder gewissermaßen verdaut werden. Für die Richtigkeit dieser Behauptung spricht auch Fol-

gendes. Betrachtet man die Tb. eines Tieres, das sich vor kurzem gehäutet hat, mit starker Vergrößerung, so bekommt man etwa das in Fig. O dargestellte Bild. Unter den feinen Spiralfäden der neuen Blasenwand liegen die alten, welche etwa 6mal so breit wie sie und sichtlich in Auflösung begriffen sind. An der Konkavseite der Tb. scheinen sie zuerst der Zerstörung zum Opfer zu fallen, und von der Zwischenschicht ist überhaupt nichts mehr zu sehen.

Ich darf nicht wagen, Vermutungen über die chemischen Grundlagen dieses Verdauungsprozesses auszusprechen, der besonders dadurch merkwürdig ist, daß er die neue Intima nicht angreift, trotzdem man doch denken sollte, daß sie aus demselben Stoff bestände wie die alte. Indes verhält sich die neue Blasenwand auch sonst in der ersten Zeit ihres Vorhandenseins anders, als es in Abschnitt IIc von normalen Tb. beschrieben wurde. Isoliert man nämlich eine vor der Häutung stehende Tb., so tritt die sonst nach dem Tode

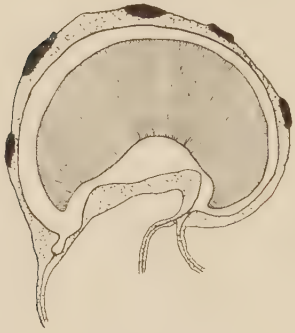

Fig. N.

Vorderblase vor der letzten Larvenhäutung, von rechts. Zeichenokular. 64 : 1.

Fig. O.

Zerfall der alten Blasenwand. Stück aus der Seitenwand einer Tb. kurz nach der Häutung. 754 : 1.

erfolgende Vergrößerung nicht ein. Das steht vielleicht in Zusammenhang mit der erwähnten Zusammenziehung, die die neue Intima während der Häutung erfährt.

Erwähnenswert ist gewiß, daß die alte Intima nicht aufgezehrt wird, wenn man die Tb. kurz vor der Häutung im Körper des Tieres zerquetscht. Sie bleibt in diesem Falle, soweit man sehen kann, völlig unverändert in der neuen liegen.

Der beste Beweis, wie wenig die Erneuerung der Tb.-Haut bei

Corethra mit der allgemeinen Häutung des Körpers zu tun hat, ist vielleicht, daß beide nicht einmal zeitlich zusammenzufallen brauchen. Das Abwerfen der gesamten Cuticula kann längst erfolgt sein, wenn die Tb. noch die in Fig. Ma dargestellte Form haben. Nachstehend gebe ich einen Fall dieser Art, der zugleich ganz gut die Längenabnahme der Tb. während ihrer Häutung zeigt und der außerdem beweist, daß die Häutung der Tb. ein ganz allmählich verlaufender Vorgang ist.

Versuch 32.

9. Juni. Tier in der 2. Haut. Kopf und Brust 1386 μ, Länge 4,7 mm. rv. 246 μ, rh. 196 μ.

Matrix und neue Intima der Tb. stark abgehoben.

10. Juni. 9 h 30′. Körper des Tieres ganz frisch gehäutet, Tb. noch nicht. Kopf und Brust 1616 μ, Länge 5 mm. rv. 224 μ, rh. 168 μ.

10 h 30′. rv. 213 μ, rh. 162 μ.

11 h 30′. rv. 174 μ, rh. 134 μ.

Die neuen Tb. sind nun mit Luft gefüllt und die Häutung ist vollendet. Die alten Tb. schimmern deutlich durch.

3 h 20′. rv. 185 μ, rh. 136 μ.

Hier beginnt also bereits wieder das stetige Wachstum durch Quellung.

11. Juni. 11 h 30′. Kopf und Brust 1701 μ, rv. 205 μ, rh. 129 μ.

Das Kleinerwerden von rh. gehört hier eigentlich nicht zur Sache. Es hing mit dem Füllungszustand des Darms zusammen, wovon später noch die Rede sein wird.

Bei der Verpuppung bleibt die alte Intima der Tb. nicht im Körper, sondern wird durch die dann sehr weiten Stigmenäste aus dem Körper herausgezogen. Hiervon soll in Teil IV noch genauer die Rede sein.

Beachtenswert ist das Verhalten der Tracheen bei der letzten Larvenhäutung. In der 3. Haut enthalten nur die Kopftracheen Luft, aber auch diese schwindet kurz vor dem Abwerfen der Cuticula. Dafür findet man kurz nach der letzten Häutung in fast allen Segmenten schon luftgefüllte Tracheen in der Anordnung, wie es in Abschnitt IIb ausführlich besprochen wurde. Außerdem aber habe ich in sehr vielen Fällen die Beobachtung gemacht, daß sich auch die Längsstämme bei der 3. Häutung auf eine längere oder kürzere Strecke hin mit Luft füllen, und zwar gewöhnlich von den Tb. nach der Mitte des Körpers zu. Diese Füllung verschwindet binnen weniger Stunden wieder und entzieht sich leicht der Beobachtung; in der Regel bemerkt man nur, daß die Bulbi ungewöhnlich lange Spitzen haben.

Es läge nahe, diese vorübergehende Füllung der Längsstämme darauf zurückzuführen, daß sich die neue Blasenwand anfangs so stark kontrahiert (s. o.) und dadurch Luft in die Ausläufer der Tb. gepreßt wird. Diese Kontraktion könnte aber schwerlich alle die Luft liefern, die zur Füllung der feinen Endigungen der Tracheen nötig ist. Diese Luft muß anderer Herkunft sein, und mit den älteren Beobachtern hatte ich zuerst geglaubt, sie stamme aus dem umgebenden Wasser, das ja nach dem Abwerfen der alten Haut in nähere Berührung mit den Ausläufern der Tracheen kommt.

Seit ich aber einmal die Längsstämme bei der 3. Häutung ihrer ganzen Länge nach, auch hinter den Hb., vorübergehend luftgefüllt sah, und vor allem seit ich das Glück hatte, eine Häutung von *Mochlonyx* zu beobachten (s. Teil V), wurde es mir immer wahrscheinlicher, daß die Füllung die Tracheencapillaren in ähnlicher Weise erfolge wie die erste Füllung der Tb., nämlich durch Abscheidung von Gas durch gewisse Organe im Körper selbst. Leider ist die *Corethra* wegen der schwachen Ausbildung ihres Tracheensystems nicht besonders geeignet, diese Frage zu entscheiden.

Nach meinen Beobachtungen füllen sich die Capillaren nicht erst im Verlauf des letzten Larvenstadiums oder gar erst kurz vor der Verpuppung, wie es gewöhnlich beschrieben worden ist, sondern sie werden gleich bei der Häutung fertig gefüllt und bleiben es dauernd.

Diejenigen Capillaren, welche dabei etwa leer geblieben sind, füllen sich auch später nicht. Nicht selten bleiben die Capillaren im 4.—6. Segment, und zwar besonders die Darmäste, leer, wohl weil der dünne Ösophagus eine Versorgung mit Tracheen weniger nötig hat. —

Ich komme nun zur Besprechung des Regulationsmechanismus, mit dessen Hilfe die *Corethra* wieder ins Gleichgewicht kommt, wenn sie zu schwer geworden ist.

Da ihre Nahrung aus Tieren besteht, deren spezifisches Gewicht größer als 1 ist, so muß sie, wie ich schon einmal auseinandersetzte, beim Fressen jedesmal zu schwer werden. Die Gewichtszunahme ist erheblich.

Versuch 33.

Larve hat lange gehungert, ist praktisch im Gleichgewicht (sinkt in 150 Sek. 1 cm).

Nach Verschlingen einer jungen Daphnie sinkt sie in 15 Sek. 1 cm.

Nach Verlauf einer Viertelstunde ist das Gleichgewicht wiederher-

gestellt, obwohl die Nahrung, auch dem bloßen Auge erkennbar, im Vordarm liegt, bzw. sich im Darm ansammelt, soweit sie verdaulich ist.

Hier liegt also ganz unzweifelhaft eine Regulation des Schwebvermögens vor, die um so bemerkenswerter ist, als sie jeden Tag ein oder mehrere Male stattfinden kann.

Die nähere Untersuchung ergab, daß die Regulation mittels der Schwimmblasen bewirkt wird.

Die Tb. antworten auf jede Gewichtszunahme der *Corethra*, die sich innerhalb gewisser Grenzen hält, mit einer entsprechenden Vergrößerung ihres Volums, oder umgekehrt, und vielleicht deutlicher, ausgedrückt: Die Tb. wachsen nur nach Nahrungsaufnahme (oder anderen Störungen des Schwebvermögens). Es war daher eigentlich nicht ganz richtig, wenn ich bisher immer von dem „kontinuierlichen" Wachstum der Tb. zwischen den Häutungen sprach. In Wirklichkeit geschieht es sprungweise, ganz genau entsprechend der Zunahme des Körpergewichts.

Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, wie außerordentlich zweckmäßig das ist. Würden die Tb. ohne Rücksicht auf den Ernährungszustand gleichmäßig weiterwachsen, so müßte das Tier bei Futtermangel viel zu leicht werden und wäre nun erst recht verhindert, seiner Nahrung nachzugehen.

Um zu zeigen, in welcher exakten Weise das Wachstum der Tb. mit der Nahrungsaufnahme zusammenhängt, führe ich den folgenden Versuch an, der eine 4tägige Hungerperiode in sich schließt.

Versuch 34.

17. Juni. ♂ in der 3. Haut. Kopf und Brust 1827 μ. Vordarm und Darm voll. rv. 313 μ, rh. 217 μ.

18. Juni. Kopf und Brust 1921 μ. Vordarm und Darm mäßig voll. Häutung bereitet sich vor, Matrix der Tb. schwach abgehoben. rv. 336 μ, rh. 257 μ.

19. Juni. Kopf und Brust 2047 μ. Vordarm und Darm voll. rv. 403 μ, rh. 309 μ.

20. Juni. Kopf und Brust 2069 μ. Vordarm mäßig voll. rv. 409 μ, rh. 311 μ.

Da die Länge der Tb. nur so schwach zugenommen hat, ist die Blasenhäutung offenbar bereits im Gange.

21. Juni. Gehäutet. (4. Haut.) Kopf und Brust 2457 μ. Vordarm und Darm voll. rv. 358 μ, rh. 257 μ.

Die starke Längenabnahme der Tb. ist durch die Häutung bedingt und wird ausgeglichen durch entsprechende Dickenzunahme.

22. Juni. Kopf und Brust 2583 μ. Darm voll, Vordarm war voll, ist bereits wieder leer. rv. 441 μ (!), rh. 347 μ (!).

Nun wurde dem Tier alle Nahrung entzogen:

23. Juni. Kopf und Brust 2608 μ (blieb so während der ganzen Hungerperiode).

Vordarm leer, Darm noch ziemlich voll. rv. 436 μ, rh. 336 μ.

24. Juni. Darm fast leer. rv. 436 μ, rh. 324 μ.

25. Juni. rv. 436 μ, rh. 319 μ.

26. Juni. Darm leer. rv. 436 μ, rh. 318 μ.

10 h. Daphnien ins Zuchtglas. Die *Corethra* nahm sofort eine an und wurde zu schwer. Wegen großer Unruhe des Tieres waren Messungen nicht sofort möglich.

11 h 35'. Tier im Gleichgewicht. Vordarm sehr voll. Darm erst etwas gefüllt. rv. 492 μ (!), rh. 342 μ.

Das Tier wurde nun dauernd bei guter Nahrung gehalten und fraß jeden Tag.

27. Juni. Kopf und Brust 2734 μ. Vordarm und Darm voll. rv. 520 μ, rh. 369 μ.

28. Juni. Kopf und Brust 2803 μ. Vordarm und Darm voll. rv. 537 μ, rh. 417 μ.

29. Juni. Kopf und Brust 2803 μ (!). Nackenrohre bereits deutlich angelegt. Vordarm etwas gefüllt, Darm voll. rv. 559 μ, rh. 459 μ.

30. Juni. Kopf und Brust 2835 μ. Vordarm und Darm voll. rv. 604 μ, rh. 481 μ.

usw.

Man sieht hier deutlich, wie zugleich mit dem gesamten Wachstum auch das Größerwerden der Tb. aufhört, wenn keine Nahrung aufgenommen wird. Dabei wachsen die Tb. sonst gerade nach den Häutungen besonders stark (oder deutlich), wofür die Zahlen vom 22. Juni einen Beleg bilden.

Nach dem Gesagten scheint die Vergrößerung der Tb. bei Nahrungsaufnahme vom Nervensystem aus angeregt zu werden. Ob freilich das Fressen selbst als Reiz wirkt, ist fraglich. Ich möchte eher glauben, daß das spezifische Gewicht mit Hilfe der Tastborsten wahrgenommen und daraufhin die Anregung zum Wachstum der Tb. gegeben wird.

Eine Erscheinung, die im Versuch 34 nur an den Hb. einigermaßen deutlich wird, aber physiologisch von hoher Bedeutung ist, verdient hier besprochen zu werden. Läßt man eine Larve hungern, so verliert sie durch ihren Stoffwechsel und die Abgabe der Excremente an Absolutgewicht und würde zu leicht werden, wenn nicht eine schwache Verkleinerung der Tb. erfolgte, die besonders in den ersten Tagen der Hungerperiode merkbar ist. Der folgende Versuch zeigt das ganz gut.

Versuch 35.

24. Mai. Frisch gehäutet (4. Haut). Kopf und Brust 2425 μ. rv. 347 μ, rh. 235 μ.

25. Mai. Kopf und Brust 2535 μ. Vordarm sehr voll, Darm voll. rv. 397 μ, rh. 252 μ.

Nun wurde die Nahrung entzogen:

26. Mai. rv. 380 μ, rh. 246 μ.
27. Mai. rv. 369 μ, rh. 246 μ.
28. Mai. rv. 369 μ, rh. 246 μ.
30. Mai. rv. 358 μ, rh. 235 μ.

Vielleicht wird mir nun eingeworfen, daß auch die in entlüftetem Wasser an den Tb. festgestellte Verkleinerung auf nichts anderem beruhe als auf dieser Verkürzung bei Hunger. Ein Blick auf die betreffenden Versuche (18 u. 19) zeigt aber, daß es sich da um viel höhere Werte handelt, und außerdem blieben die Tiere in entlüftetem Wasser ja auch nicht im Gleichgewicht, sondern wurden wirklich zu schwer. Überdies hatten die in Versuch 18 und 19 verwandten Tiere schon vor dem Versuch gehungert, und deshalb wird die Nahrungsentziehung wenig Einfluß auf die Blasenlänge gehabt haben. Andererseits zeigen die obigen Resultate deutlich, eine wie große Fehlerquelle das Füttern in diese Versuche hineingebracht haben würde.

Eine Art mechanischer Bestätigung findet die Verkürzung der Tb. bei Hunger darin, daß isolierte Tb., wie wir gesehen haben, nach der ersten starken Quellung später wieder in der Größe zurückgehen (siehe Versuch 2). Ferner liegt sicherlich ein Analogon in der mehrfach erwähnten Verkürzung der neuen Intima bei der Häutung (siehe Versuch 32 und Fig. M). Und endlich weise ich auf die nachträgliche Verkleinerung der Tb. in entlüftetem Wasser (Versuch 18) hin, der vielleicht auch etwas Ähnliches zugrunde liegt.

Man darf jedoch nicht glauben, daß die *Corethra* somit auch ein Mittel habe, beliebig hohe Gewichtsverminderungen auszugleichen, denn die Verkürzung der Tb. ist, wie gesagt, nur gering und scheint mehr eine physikalische Folge der vorangegangenen starken Quellung als eine vom Organismus willkürlich hervorgerufene Kontraktion. Müssen die Tiere sehr lange hungern, so werden sie, wie wir schon gesehen haben, schließlich zu leicht, d. h. die Verkürzungsfähigkeit der Tb. ist ziemlich eng begrenzt und kann stärkere Gewichtsabnahmen nicht kompensieren.

Des weiteren habe ich den Eindruck gewonnen, als ob die beiden Blasenpaare unabhängig voneinander wüchsen. Das ist

teleologisch verständlich, wenn man bedenkt, daß die Nahrungsaufnahme zunächst nur das Vorderende schwerer macht und daß erst, je weiter die Nahrung im Darmkanal nach hinten rutscht, auch das Schwanzende eine Belastung erfährt.

Von den vielen diesbezüglichen Beobachtungen führe ich hier nur eine an:

Versuch 36.

17. Mai. Tier in der 4. Haut. rv. 358 μ, rh. 218 μ.

18. Mai. Nahrung im Vordarm. Vb. zeigen stärkeres Wachstum als Hb.: rv. 392 μ (Zunahme 9,5 %), rh. 227 μ (Zunahme 4,1 %).

19. Mai. Vordarm leer, Nahrung im Enddarm. Hb. zeigen stärkeres Wachstum als Vb.: rv. 403 μ (Zunahme 2,8 %), rh. 265 μ (Zunahme 16,7 %).

Haben wir hier den Beweis dafür, daß jedes Blasenpaar einzeln reagiert, so zeigen andererseits die Beobachtungen an Tieren, denen die Vb. oder die Hb. zerquetscht waren, daß gelegentlich auch ein Tb.-Paar für das andere mit eintreten kann. Es kam nämlich in diesen Fällen, wofern das Tier sich von der Operation völlig erholte, gar nicht selten zu einer vollkommenen Kompensation durch das unverletzte Blasenpaar.

Ich führe hier einige Daten aus einem solchen Versuch an, ohne vorläufig auf die Technik einzugehen, was erst im nächsten Abschnitt geschehen soll.

Versuch 37.

19. Mai. ♀ vor der 3. Häutung. Beide Vb. zerquetscht, ihr Gasinhalt wurde vom Blute aufgezehrt, Tier natürlich viel zu schwer.

20. Mai. Gehäutet. Vb. luftleer. Alte Blasenhäute deutlich in den neuen zu sehen. Tier liegt am Boden.

22. Mai. Tier erholt sich gut von der Operation, hat gefressen.

24. Mai. Alte Häute der Vb. immer noch nicht aufgezehrt (dies geschah auch bis zur Verpuppung nicht). Vb. luftleer, Tier steht mit dem Kopf nach unten auf dem Boden des Gefäßes. Hb. auffällig groß, haben deutlich an Größe zugenommen.

25. Mai. Tier kaum noch schwerer als Wasser.

26. Mai. Tier schwebt senkrecht im Wasser, mit dem Kopf nach unten. Ernährungszustand gut. Hb. außergewöhnlich groß, ungemein stark eingerollt, füllen das 10. Segment fast ganz aus.

30. Mai. Noch immer vorzüglich im Gleichgewicht. Gegen die Verpuppung hin, die am 16. Juni erfolgte, wurde das Tier wieder schwerer, offenbar weil die Hb. an der Grenze ihrer Quellungsfähigkeit angelangt waren.

Auch ohne experimentelle Eingriffe hätte ich diese Kompensation beobachten können, denn aus irgendwelchen pathologischen Gründen scheint manchmal die Füllung eines Blasenpaares oder einer Blase auszubleiben oder zu verschwinden. So fand ich am 8. Juli in einem meiner Aquarien eine Larve, die mir dadurch auffiel, daß sie senkrecht im Wasser schwebte, mit dem Kopf nach oben. Es zeigte sich, daß die Hb. der sonst völlig gesunden Larve keine Luft enthielten und auch etwas deformiert waren, während die Vb. eine für das Alter des Tieres unverhältnismäßige Größe besaßen.

Nicht immer kommt es zu einer so vollständigen Kompensation, doch in fast allen Fällen ließ sich eine ungewöhnlich starke Größenzunahme der heil gebliebenen Tb. konstatieren. Auch hierbei zeigte sich gelegentlich wieder deutlich, daß Vb. und Hb. für sich allein reagieren, so z. B. in folgendem Versuch:

Versuch 38.

17. Juni. Larve in der 4. Haut. rv. 537 μ, rh. 375 μ.
Nun lh. durch Unterdruck zum Platzen gebracht, wurde luftleer. Tier zu schwer.
18. Juni. rh. 403 μ.
19. Juni. rh. 425 μ.
20. Juni. Tier hat gefressen. rv. 588 μ, rh. 447 μ.
21. Juni. Keine Nahrung aufgenommen. rv. 593 μ, rh. 470 μ.
Zunahme seit 17. Juni: rv. 10,4 %, rh. 25,3 %.
Tier steht senkrecht, mit dem Kopf nach oben, auf dem Boden, ist kaum noch zu schwer.
22. Juni. rh. 485 μ.
23. Juni. rh. 498 μ.
24. Juni. rh. 503 μ. Tier ebenso schwer als Wasser, mit dem Kopf nach oben senkrecht schwebend.
28. Juni. Durchaus regelrecht verpuppt.

Etwas größer, als es hiernach scheinen könnte, war aber der Anteil der Vb. an der Wiedererlangung des Schwebvermögens sicherlich doch. Denn da sie leider gerade bei diesem Individuum zufällig etwas schief lagen, so können die Messungen der Vb. in Versuch 38 nicht als völlig genau gelten, sondern ergaben wahrscheinlich etwas zu kleine Werte. Wenn außerdem die Kompensation ausschließlich von der rh. ausgegangen wäre, so hätte das Tier nach Wiederherstellung des Gleichgewichts nicht senkrecht, sondern wagerecht schweben müssen.

Wir hatten schon im Abschnitt IIc gesehen, daß im lebenden

Tier zerquetschte Tb. eine starke Quellung zeigen. Ich sagte damals, daß hierbei wohl die Verletzung der Matrix eine Rolle spielen würde, und tatsächlich scheint die Quellung bei Blasen, die man durch Unterdruck zum Platzen gebracht hat, nicht ganz so stark wie bei zerquetschten zu sein. Sie ist aber vorhanden:

Versuch 39.

30. Juni. 10 h. Larve in der 4. Haut. rv. 576 μ. lv. 593 μ, rh. 436 μ.

Nun rv. durch ganz kurzen Unterdruck zum Platzen gebracht, wurde völlig luftleer. Tier zu schwer.

10 h 15′. rv. 660 μ (!) völlig luftleer. lv. 626 μ, rh. 459 μ, luftgefüllt, unverletzt.

Sämtliche Tb. haben sich also vergrößert, und zwar vermutlich durch den Reiz des Schwererwerdens. Die ungewöhnlich starke Zunahme von rv. (14,6 % in 15 Minuten!) erklärt sich aus der Quellung der Blasenwand durch Wasseraufnahme von innen.

12 h. rv. 671 μ, lv. 670 μ, rh. 492 μ, lv. und rh. sind weiter stark gewachsen, rv. nur noch langsam.

1. Juli. Tier hat gefressen. rv. 682 μ, lv. 694 μ, rh. 492 μ.

Zwischen rv. und lv. besteht jetzt, wie man sieht, ungefähr wieder dasselbe Größenverhältnis wie vor dem Versuch.

4. Juli. Tier hat inzwischen eifrig Nahrung zu sich genommen; ist kaum noch zu schwer. rv. 794 μ, völlig luftleer; lv. 795 μ, rh. 524 μ, luftgefüllt. rv. ist also, obwohl luftleer, in demselben Maße, ja sogar etwas stärker, als lv. gewachsen.

6. Juli. Tier schwebt wagerecht im Wasser.

Da in diesem Versuche die geplatzte Blase (*rv*) nicht gleich auf die Länge anwuchs, die sie später erreichte, so scheint zum Weiterquellen das Vorhandensein der Blutflüssigkeit allein nicht zu genügen (denn diese drang ja von innen unbeschränkt ein), es muß offenbar zuvor von der Matrix die Quellfähigkeit gesteigert werden (etwa durch Einlagerung eines Stoffes in die Blasenwand).

Bemerkenswert ist ferner, daß die Quellung aller Tb., auch der unverletzten, begann, ehe der Reiz der Nahrungsaufnahme hinzukam.

Dieser Fall ist zugleich vielleicht der beste Beweis für die Richtigkeit der zu Beginn dieses Abschnitts aufgestellten Wachstumstheorie, denn er zeigt, daß eine Tb. „wachsen“ kann, ohne Luft zu enthalten. Eine passive Dehnung der Blasenwand ist hierbei völlig ausgeschlossen.

Zum Schlusse möchte ich noch in gekürzter Form einige Beobachtungsreihen wiedergeben, die einen ungefähren Begriff von der Größe der Tb. auf den einzelnen Stadien des Larvenlebens

geben sollen. Da es mir leider nicht gelungen ist, ein Tier vom Ei bis zum Schlüpfen der Imago unter täglicher Messung zu halten, so füge ich die Messungen von 2 Individuen, die sich ungefähr ergänzen, aneinander.

Versuch 40.

6. Juni. Soeben geschlüpft. Kopf und Brust 378 μ. Körperlänge 1102 μ. Tb. noch nicht gefüllt. rv. 56 μ, rh. 45 μ.

Nach der Füllung ebenso.

7. Juni. Kopf und Brust 630 μ. Vordarm gefüllt. rv. 73 μ, rh. 50 μ.

8. Juni. Vordarm fast leer, Darm voll. rv. 78 μ, rh. 62 μ (!).

9. Juni. Vordarm und Darm voll. rv. 97 μ, rh. 67 μ.

10. Juni. Kopf und Brust 756 μ. Vordarm voll. rv. 104 μ, rh. 82 μ.

11. Juni. Vordarm voll. rv. 119 μ, rh. 91 μ.

12. Juni. Ebenso. Häutung bereitet sich vor. rv. 129 μ, rh. 104 μ.

13. Juni. Ebenso. Kopf und Brust 850 μ. Länge 2709 μ. Matrix der Tb. stark abgehoben. rv. 140 μ, rh. 106 μ.

14. Juni. Gehäutet (2. Haut). Kopf und Brust 974 μ. Körperlänge 2929 μ. rv. 108 μ (!), rh. 69 μ (!).

Das Tier ging leider durch einen unglücklichen Zufall ein. Als Fortsetzung diene:

Versuch 41 (stark gekürzt).

6. Mai. Geschlüpft. ♀. Tägliche Messungen erst seit 15. Mai.

15. Mai. Dicht vor der 1. Häutung. Kopf und Brust 1008 μ. Länge 3,3 mm, rv. 157 μ, rh. 123 μ.

16. Mai. Gehäutet (2. Haut). Kopf und Brust 1134 μ. Länge 3,4 mm, rv. 134 μ, rh. 95 μ.

19. Mai. Kopf und Brust 1285 μ. Länge 4,3 mm. Hauptauge als brauner Strich angelegt. rv. 199 μ, rh. 140 μ.

22. Mai morgens. Kopf und Brust 1465 μ. Länge 5 mm. Hauptaugen bereits 4mal so groß wie die Nebenaugen. rv. 268 μ, rh. 208 μ.

22. Mai nachm. rv. 257 μ, rh. 201 μ, d. h. die Blasenhäutung ist bereits im Gange.

23. Mai. Gehäutet (3. Haut). Kopf und Brust 1701 μ. Vordarm sehr voll. Im Kopf gefüllte Tracheen. rv. 233 μ, rh. 131 μ.

26. Mai. Kopf und Brust 2262 μ. Die Matrix der Tb. beginnt sich abzuheben. rv. 425 μ, rh. 313 μ.

29. Mai. Kopf und Brust 2457 μ. Häutung steht bevor. Tracheen im Kopf ohne Luft. rv. 481 μ, rh. 386 μ.

30. Mai. Gehäutet (4. Haut). Kopf und Brust 2699 μ. Länge 8,2 mm. Bulbi mit langer Spitze. Tracheenäste sämtlich gefüllt. rv. 376 μ, rh. 252 μ.

8. Juni. Kopf und Brust 2929 μ. Länge 9 mm. rv. 470 μ, rh. 294 μ.

15. Juni. Kopf und Brust 3118 μ. Länge 9,8 mm. rv. 626 μ, rh. 498 μ.
22. Juni. Kopf und Brust 3464 μ. Länge 11 mm. rv. 882 μ, rh. 756 μ.
22. Juni nachm. verpuppt. Länge ohne Nackenrohre 7 mm.

e) Neufüllung künstlich geleerter Blasen.

Ich hatte zuerst geglaubt, das Wachstum der Tb. erfolge durch Einpressen von Luft durch die feinen Ausläufer, die von den Blasenenden ausgehen und sich bis unter die Haut erstrecken.

Aber als ich die im vorigen Abschnitt wiedergegebenen Entdeckungen machte und außerdem sah, daß die Ausläufer nur in der 4. Haut mit Luft gefüllt sind, kam ich zu der Überzeugung, daß die Luftabscheidung, wenn sie überhaupt stattfinde, jedenfalls nicht die Ursache der Blasenvergrößerung sein könne.

Immerhin blieb die Frage offen, ob eigentlich Luft aus den Tracheencapillaren ins Blaseninnere abgeschieden werden könne. Von allen Tracheen im Körper der *Corethra* sind die Blasenausläufer am stärksten entwickelt, und es ist mir kein Fall bekannt, wo sie bei einer normal lebenden Larve in der 4. Haut nicht gefüllt gewesen wären. Ferner muß man sich sagen, daß das überaus starke und schnelle Wachstum der Tb. bei Nahrungsaufnahme eine erhebliche Vergrößerung der Luftmasse in ihrem Innern erfordert. Bei jungen Tieren wird diese Luft ja zweifellos aus dem Blute durch die Blasenwand ins Innere abgeschieden. Ob aber diese Abscheidung bei den erwachsenen Larven, wo die Luftzunahme infolge der viel größeren Futtermenge sehr beträchtlich sein muß, den Bedarf decken kann, ist zweifelhaft. Ich glaube fast, daß hier eine Luftabscheidung von seiten der Tracheencapillaren ergänzend hinzutritt, und vermute, daß die Ausläufer der Tb. aus diesem Grunde hier so stark entwickelt sind.

Man könnte sich die Luftabscheidung aus dem umgebenden Wasser in die Blasenausläufer als eine Folge des im Blaseninnern durch Quellung der Wand erzeugten Unterdrucks vorstellen. Nach den Erfahrungen bei der ersten Füllung der Tb. wäre es indes auch denkbar, daß davon unabhängig eine Abscheidung von seiten der Tracheenendigungen stattfände. Eine Stütze könnte diese Auffassung auch aus der in Abschnitt IIf besprochenen Bildung von Gas bei Unterdruck gewinnen, denn dort bestand ja kein Zweifel

an einer reichlichen Ausscheidung von Gas aus den Blasenausläufern ins Körperinnere.

Ich richtete daher mein Augenmerk frühzeitig auf diese vermutete Gasproduktion der Tracheencapillaren oder ihrer Zellelemente, ja ich kann wohl sagen, daß ich diesem Problem besonders viel Aufmerksamkeit zugewandt habe, zumal da Krogh angibt, er habe einmal eine luftleer gewordene Tb. sich nachträglich wieder füllen sehen.

Der Erfolg entsprach meinen Erwartungen nicht ganz. Zwar habe ich bestätigt gefunden, daß hin und wieder eine Gasabscheidung vorkommt, aber die Fälle waren sehr selten. Vielleicht hätte die Verletzung des Tracheensystems bei lebhaft atmenden Insecten mit kräftigen Tracheen mehr Erfolg gehabt. Vielleicht löste auch das Blut die ausgeschiedene Luft zu schnell wieder fort oder die haarfeinen Gänge verstopften sich beim Zerreißen.

Immerhin verdienen, wie ich glaube, die wenigen positiven Resultate angeführt zu werden.

Die Leerung der luftgefüllten Tb. wurde auf verschiedene Art erreicht. Meine erste Methode bestand einfach darin, daß ich mit einer breiten Pinzette (sogenannten Epilationspinzette) den dorsalen Teil des Segments, dessen Blasen ich zerquetschen wollte, zusammendrückte. Das brachte die Tb. zum Platzen und schadete den Tieren so gut wie gar nicht. Es litten nur einige Muskeln, und außerdem wurde das Pigment der zerstörten Tb. vernichtet. Vielleicht darf ich an dieser Stelle nebenher die Bemerkung einschalten, daß solche Tiere sich vorzüglich zur Demonstration der Herzpulsationen im Projektionsapparat eignen. Die Trümmer der Pigmentzellen treiben nämlich mit dem Blute durch den ganzen Körper und sammeln sich schließlich in den großen Pericardialzellen (Speicherzellen), die zu beiden Seiten des Rückengefäßes regelmäßig angeordnet sind. Mit Hilfe dieser großen dunklen Zellen sieht man den Herzschlag dann außerordentlich deutlich. Um das Pigment zu zertrümmern, genügt es, die Larven in der Gegend der Tb. mit einer Pinzette leicht zu drücken.

Aus den zerquetschten Blasen löst das Blut schnell alle Luft heraus, so daß sie nach einer halben Stunde meist schon luftleer sind. Gewöhnlich stellt sich auch die alte Form der Tb., die durch das Quetschen plattgedrückt waren, wieder her.

Diese Methode hat den Vorteil, daß man bestimmen kann, welche von den 4 Tb. man luftleer haben möchte, aber den Nach-

teil, daß die Matrix verletzt und gewöhnlich auch die Blasenausläufer, auf die es gerade ankommt, geschädigt werden. Ich versuchte es daher später auf eine andere Art, nämlich dadurch, daß ich die Tb. zum Platzen brachte.

Ich unterwarf das Tier einem plötzlichen starken Unterdruck, den ich sofort wieder aufhob, wenn das Auftreten von „Gasblasen" im Innern des Tieres mir anzeigte, daß eine oder mehrere Tb. geplatzt seien.

Bei Anwendung dieser Methode bleiben die Ausläufer und die Matrixzellen unverletzt, und wenn der Riß in der Blasenwand nicht gar zu klein ist, so wird die Luft ebenso schnell wie aus zerquetschten Blasen herausgelöst.

Es soll nun kurz besprochen werden, welches Ergebnis diese Versuche hatten, die natürlich alle mit Tieren in der 4. Haut angestellt wurden. In einigen Fällen kam es bei geplatzten Tb. so schnell zu einer Schließung des Risses, daß die Luft gar nicht herausgelöst wurde. Demgegenüber geschah es besonders bei den gequetschten nicht selten, daß die verletzte Blase dauernd offen (und leer) blieb. Von der dann in der Regel eintretenden Kompensation habe ich im vorigen Abschnitt schon gesprochen.

In ganz vereinzelten Fällen ließ sich, wie gesagt, eine Neufüllung nachweisen:

Versuch 42.

16. Febr. rv. zerquetscht.
18. Febr. rv. noch über die Hälfte mit Luft gefüllt.
25. Febr. rv. luftleer. Tier viel zu schwer, aber gesund und gut genährt.
5. März. In durchlüftetes Wasser.
7. März. Tier im Gleichgewicht, mit dem Kopf nach unten hängend. rv. noch ohne Luft.
9. März. Mitten in rv. eine kleine Luftblase.
10. März. rv. etwa zu einem Drittel mit Luft gefüllt.

Versuch 43.

1. Juli. rv. platzte durch starken Unterdruck, wurde aber nicht völlig luftleer. In nicht durchlüftetes Wasser.
3. Juli. rv. fast voll.

Die Füllung von rv. ging im Laufe der nächsten Tage, trotzdem nun durchlüftet wurde, wieder zurück.

Versuch 44.

17. Juni. rv. durch Unterdruck geplatzt, teilweise noch mit Luft erfüllt.

18. Juni. rv. völlig mit Luft erfüllt, eine Verletzung der Blasenwand ist kaum noch zu sehen. Tier schwebt.

Der Riß in rv. schloß sich offenbar völlig, denn rv. wuchs ebenso wie die andern Tb., ohne daß Wasser eindrang.

25. Juni. Völlig regelrecht verpuppt.

Versuch 45.

4. März. Kräftiger Unterdruck, alle Blasen platzen.

5. März. 12 h, Alle Tb. luftleer. Unterdruck: In einer Vb. bildet sich vorn eine Luftblase, diese wächst bei gleichbleibendem Druck.

12 h 30′. Fast die ganze Vb. schon lufterfüllt.

1 h 25′. Auch in einer Hb. tritt nun wieder Luft auf.

1 h 30′. Normaldruck: Die Luftblasen bleiben.

Diese Art der Neufüllung bei Unterdruck habe ich später noch mehrfach beobachten können, und es ist wohl kein Zweifel, daß diese Erscheinung mit der Gasblasenbildung völlig identisch ist. Im folgenden Versuch jedoch erfolgte die Gasausscheidung bei normalem Druck.

Versuch 46.

8. Juni. 11 h 30′. rv. und lv. mit Pinzette zerquetscht. Tier schwerer als Wasser.

2 h 45′. Tier viel zu leicht. In der Nähe der Vb. eine ungeheure Menge von großen Luftblasen, so daß die Brust fast ganz mit Luft angefüllt ist. Das Aussehen des Tieres erinnert sehr an das von Larven, die bei Unterdruck Gasblasen gebildet haben.

9. Juni. Alle Luft in der Brust verschwunden. Tier zu schwer. Zu einer Neufüllung der Vb. kam es nicht.

Dieser Fall zeigt deutlich, daß eine starke Luftabscheidung von seiten der Endelemente der Tracheen zustande kommen kann.

Erwähnung verdient hier noch eine Erscheinung, die man an geplatzten, luftleeren Tb. sehr häufig beobachten kann. Wenn die Ränder des Risses sich aneinander legen und miteinander verschmelzen, so findet man die Blase nach einigen Tagen plötzlich vom einen Ende her eingestülpt wie einen Handschuhfinger. Bei zerquetschten Tb. habe ich dies nie eintreten sehen, wohl weil es da fast nie zu einer Schließung der entstandenen Risse kommt.

Die Einstülpung erinnert sehr an jene, die wir durch eine plötzliche Erhöhung des äußeren Druckes an isolierten Tb. hervorgerufen sahen (Abschnitt II c), und sie beruht vielleicht auch auf ähnlichen Ursachen.

Nach der im vorigen Abschnitt ausgeführten Wachstumstheorie

nämlich erzeugt die Quellung der Blasenwand einen Unterdruck in den Tb., und falls dieser zu groß wird, muß es naturgemäß zu einer Einstülpung kommen. Es liegt nun nahe, anzunehmen, daß das Blut in der letzten Haut nicht imstande ist, soviel Luft an die Blasen abzugeben, als diese brauchen. Normalerweise wird das nötige Luftquantum gewiß von den Tracheenausläufern geliefert. Nun aber, da die Tracheencapillaren vermutlich verstopft sind (man braucht nur an das Eindringen von Wasser zu denken), muß es demnach zu einer Einstülpung der Tb. kommen.

IV. **Die Puppe.**

a) Morphologisches.

Zum Verständnis der Schwimmblasen von *Corethra* wäre es zwar nicht unbedingt nötig gewesen, auch über den Schwebeapparat der Puppe Studien zu machen, aber eine wünschenswerte Vollständigkeit schien mir doch darin zu liegen, und außerdem finden hier einige frühere Bemerkungen über Gasabscheidung ihre Bestätigung.

Der Bau der Puppe weicht von dem der Larve sehr ab. Der kleine Kopf sitzt dem durch Bein- und Flügelanlagen stark aufgetriebenen Thorax dicht auf. Das senkrecht herabhängende Abdomen besteht nur noch aus 8 statt 9 Segmenten; man darf wohl annehmen, daß das letzte Segment in der Bildung der Ruderplatten und Genitalanhänge aufgegangen ist.

Der Hinterleib ist, wenn auch längst nicht so stark wie bei *Culex*-Puppen, ventral eingekrümmt (Fig. P). Die Fortbewegung geschieht durch einen vertikalen Schlag des breiten Schwanzfächers, von dem die Figur nur die Schmalseite sehen läßt.

Anstatt die Morphologie der Puppe weiter zu besprechen, will ich nur noch auf ihr Tracheensystem eingehen. Es besteht aus zwei kräftigen, luftgefüllten Längsstämmen, welche die typische Ringelung der Tracheen besitzen und den Körper seiner ganzen Länge nach durchziehen. Im Hinterleib geben sie pro Segment 3 starke Seitenzweige ab, die sich teils unter der Haut, teils an den Organen verästeln. Alle Teile des Körpers sind mit luftgefüllten Tracheen ungemein reichlich versorgt, und auch in jedes der beiden Blätter des Schwimmfächers erstrecken sich 3 reich verzweigte Tracheen (Fig. Q).

Nach vorn zu gehen die Hauptstämme direkt in die beiden auffallendsten Anhänge des Puppenkörpers über, die „Stigmenkiemen“ (Weismann, p. 108) oder „Prothoracalanhänge“ (Palmén, p. 63). Da diese Organe nach meiner Ansicht aber weder Stigmen sind, noch

Fig. P.
Puppe von links. 14 : 1.

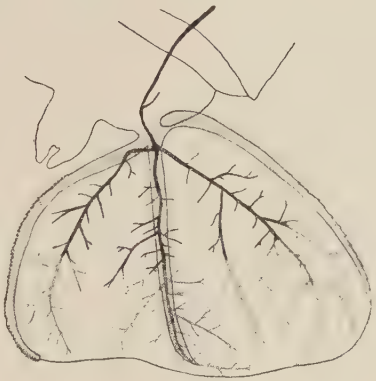

Fig. Q.
Linkes Ruderblatt der Puppe, ventral. Erst teilweise mit Luft gefüllt. Zeichenokular. 40 : 1.

am Prothorax sitzen (vgl. Abschnitt IIb), so ziehe ich es vor, die indifferente Bezeichnung „Nackenrohre“ (Meinert, p. 412) für sie zu verwenden.

Es sind spindelförmige Auswüchse der Körperhaut, die eine ebenso geformte, schlauchförmig erweiterte Trachee umschließen. Die Intima dieser Trachee ist nicht in der üblichen Weise mit Spiralfäden versehen, sondern besitzt eine netzförmige Struktur, und von den Knotenpunkten dieses Netzes ragen merkwürdigerweise lange Borsten ins Innere der Trachee hinein.

Eine alte Streitfrage ist, ob die Nackenrohre an der Spitze eine Öffnung haben. Weismann (p. 108) hält sie unbedingt für offen, und Meinert (p. 413) stimmt ihm bei, während Palmén (p. 63) sie für geschlossen erklärt. Da ich glaube, daß die morphologischen Befunde in solchen Fällen wenig beweisen, so möchte ich zu dieser

Frage erst Stellung nehmen, wenn ich meine darauf bezüglichen Experimente angeführt habe.

Die Trachee macht an der Stelle, wo sie aus dem Nackenrohr in den Körper übergeht, einen scharfen Knick, und die Biegungsstelle besitzt die typische Spiralstruktur der Tracheen. Nach dem Körperinnern zu erweitert sich die „Wurzel“ des Nackenrohres noch einmal schwach, und hier ist die Intima mit groben, unregelmäßigen Querrunzeln versehen. Die Wurzel setzt sich nach einem abermaligen Knick in den Längsstamm fort.

Die Längsstämme verlaufen leicht geschlängelt, wie es Fig. P angibt, und sind, wie erwähnt, von den schwarzbraunen Pigmentzellen begleitet. Im 10. Segment sieht man noch Reste der Hb.-Matrix, und je eine zwiebelförmige Anschwellung vor der Abzweigungsstelle der Tracheenäste gibt die Stelle an, wo die Hb. gesessen haben. Ähnliche Reste der Vb. finden sich in der Brust. Ob es etwa die Bulbi sind, welche sich auf diese Weise erhalten, habe ich nicht untersucht.

Seltsamerweise glaubt Weismann (p. 109), „dass zwar die hinteren Schwimm- oder Tracheenblasen der Larve bei der Verpuppung zerstört werden, nicht aber die vorderen“. Hiervon kann nicht die Rede sein, wie Pouchet, Meinert u. A. richtig hervorgehoben haben. Der Luftraum, welcher die Puppe hauptsächlich im Gleichgewicht hält, ist überhaupt nicht innerhalb ihres Tracheensystems gelegen, sondern besteht aus dem Raum, den die Flügelscheiden und Beinanlagen mit der Ventralseite des Thorax bilden. Die Füllung dieser Höhle mit Luft erfolgt allerdings, soweit ich sehen kann, vom Tracheensystem aus, und zwar durch die Stigmen des 4. Körpersegments.

Der luftgefüllte Raum läßt sich der Form nach am besten mit einem Hufeisen vergleichen, dessen Konkavseite dem Tier zugekehrt ist (s. Fig. P). In der Mitte des Außenrandes besitzt das Hufeisen jederseits eine Verbindung mit der Außenwelt, eine feine Öffnung, durch die, wie wir später sehen werden, Luft in Bläschenform austreten kann. Diese Spalte ist in der Figur luftgefüllt wiedergegeben und liegt etwas tiefer als der Funiculus des 4. Segments.

Die Verpuppung selbst zu beobachten, ist mir nur einmal gelungen. Der Vorgang spielte sich obendrein so rasch ab, daß ich auch dadurch nicht viel mehr erfuhr. Immerhin habe ich bei den Versuchen mit isolierten Larven sehr häufig Gelegenheit gehabt,

die Tiere kurz vor und nach der Verpuppung zu betrachten, und hoffe einigermaßen über die Art, wie sie sich abspielt, ins klare gekommen zu sein.

Das sicherste Zeichen für die bevorstehende Verpuppung ist das gewaltige Wachstum und die Dunkelfärbung der Nackenrohre in den letzten Tagen des Larvenlebens. Pouchet behauptet (p. 226), daß die Nackenrohre sich bereits in der Larve mit Luft füllten, aber das sah ich nie und kann es mir auch kaum denken. Denn wie wir noch sehen werden, füllen sie sich sogar später als das übrige Tracheensystem.

Die Längsstämme haben um diese Zeit bereits die bedeutende Dicke erreicht, welche sie nachher in der Puppe besitzen, sind aber ebenso wie die übrigen Tracheen der Puppe, die alle schon angelegt sind, noch mit Serum gefüllt.

Oft schwand kurz vor der Verwandlung auch aus den spärlichen Tracheen der Larve alle Luft, doch bin ich nicht sicher, ob dies durchweg der Fall ist. Jedenfalls aber werden die Larven zuletzt regelmäßig schwerer als Wasser.

Die Verpuppung, die ich sah, dauerte kaum eine Sekunde. Die Larvenhaut riß in den Brustsegmenten dorsal auf, und während ich mich bemühte, das lebhafte Tier im Gesichtsfelde zu behalten, hatte die Puppe sich bereits von der alten Haut frei gemacht.

Merkwürdigerweise entledigt sich die *Corethra* bei der Verpuppung ihrer Tb. auf andere Weise als bei den Häutungen. Während sie dort im Körper liegen blieben, werden sie hier, wenigstens in der Regel, durch die Stigmen herausgezogen. Man findet die Tb. als zerknitterte, fast oder ganz luftleere und, wie es scheint, auch chemisch veränderte Schläuche auf der abgeworfenen letzten Larvenhaut, an der sie durch einen Stiel (den Funiculus) befestigt sind.

Fast möchte ich glauben, daß die Häutung der Vb. nicht, wie man erwarten sollte, durch das Stigma des 3. Segments, sondern vielmehr durch das des 4. vor sich geht; denn der Funiculus des 4. Segments ist sehr kurz und kräftig, so breit wie die Längsstämme und auch ebenso geringelt, während der des letzten Brustsegments sich gar nicht stark ausbildet. Auch ist es auffallend, daß der Funiculus des 4. Segments in der Puppe stets mit Luft gefüllt ist, während ihre übrigen Stigmenäste durchweg leer sind.

Oben sagte ich, daß die Intima der Tb. sich auch chemisch zu verändern scheine. Sie gewährt tatsächlich kurz vor der Verpuppung ein Bild starken Zerfalls. Die Spiralfäden sind sehr gequollen, ver-

lagert und teilweise zerbrochen, sie erinnern an den Befund bei den übrigen Häutungen (Fig. O). Die Tb. haben ihre Elastizität und Festigkeit völlig eingebüßt und zerreißen bei der leisesten Berührung. Von „Symptomen beginnenden Zerfalls" spricht übrigens auch WEISMANN (p. 109), glaubt aber, daß diese Erscheinung sich auf die Hb. beschränke. Man würde sich übrigens, wenn die Intima ihre alte Festigkeit beibehielte, kaum vorstellen können, wie die Tb. durch die immerhin engen Funiculi gezogen werden sollten.

Warum es freilich überhaupt zu einer Abwerfung der Tb. kommt, da das Tier doch bei den vorangegangenen Häutungen von seiner Fähigkeit, die Intima aufzulösen, Gebrauch machte, läßt sich wohl nur phylogenetisch erklären. Denn auch bei der Verpuppung kann die Intima gelegentlich im Körper bleiben und dort aufgelöst werden.

Versuch 47.

13. Mai morgens fand ich ein frisch verpupptes ♀, dessen Hb. noch im Körper lagen und luftgefüllt waren. Längsstämme gefüllt, Hufeisen ventral ohne Luft. Tier zu schwer.

Abends Hb. stark zerknittert, in Auflösung begriffen, fast ohne Luft.

14. Mai morgens. Hb. nicht mehr zu sehen. Tier zu schwer.

Während der Verpuppung zerreißen also die äußerst zart gewordenen Wände der Tb. und werden gewöhnlich, an den alten Funiculi hängend, aus den Stigmen herausgezerrt. Dabei nehmen sie etwas von ihrem gasförmigen Inhalt mit nach außen, der größte Teil aber bleibt, wenn ich recht gesehen habe, im Tracheensystem, strömt sofort in die Längsstämme und sammelt sich in dem hufeisenförmigen Hohlraum unter der Brust. Die bewegende Kraft für diesen Vorgang ist wohl in einer plötzlichen Zusammenziehung der Tb.-Matrix zu suchen.

Die Puppe besitzt also im ersten Augenblick nur im Hufeisen und in den Längsstämmen Luft, aber das ändert sich rasch. Ohne sichtbare Ursache dringt plötzlich von der Brust her Luft in die Nackenrohre ein und füllt sie langsam, aber stetig. Ihre Füllung geschieht also nicht, wie WEISMANN (p. 108) will, durch Aufnahme atmosphärischer Luft an der Wasseroberfläche, sondern von innen heraus, durch Abscheidung von Gas aus den Geweben oder dem umgebenden Wasser. Der Vorgang würde an die erste Füllung der Tb. erinnern, wenn er nicht so viel langsamer verliefe. Wegen der langen Dauer des Prozesses möchte man glauben, daß es sich weniger um eine echte Secretion von Gas, etwa durch Zerfall einer chemi-

schen Verbindung, als um eine allmähliche Abscheidung aus dem umgebenden Wasser handele. Dagegen scheint mir allerdings folgende Beobachtung zu sprechen: zugleich mit der Füllung der Nackenrohre beginnt in den Tracheenästen ebenfalls Luft zu erscheinen, und auch diese Luft tritt zuerst proximal auf. Die Ausläufer unter der Haut füllen sich zuletzt.

Das ist am deutlichsten im Schwanzfächer, wo die Füllung zentrifugal und gleichsam zonenweise vorschreitet. Würde man von Minute zu Minute auf einem Ruderblatte die Linie aufzeichnen, bis zu der die Füllung vorgeschritten ist, so bekäme man Segmente konzentrischer Kreise, deren Mittelpunkt die Wurzel des Ruderblattes wäre. Innerhalb eines solchen Kreises sind aber nicht nur die 3 Hauptäste gefüllt, sondern zugleich alle, auch die feinsten von ihnen ausgehenden Nebenäste (Fig. Q).

Auch da fragt es sich wieder, wo das Serum bleibt, das in den Tracheen und Nackenrohren enthalten war. Da aber die Füllung hier ziemlich langsam geschieht, so kann es recht wohl durch die Tracheenwände hindurch ins Blut aufgenommen werden.

Der Schwanzfächer füllt sich ziemlich rasch mit Luft, oft binnen 10 Minuten, jedenfalls meist schneller als die Nackenrohre und die Verästelungen in den Segmenten.

Die einmal gefüllten Teile des Tracheensystems bleiben dauernd gefüllt, und die Puppe hat damit ihr normales Schwebvermögen erreicht.

Auch Larven, die ich durch ein Drahtnetz von der Wasseroberfläche abschloß, verpuppten sich regelrecht. Damit ist Weismann's Ansicht, wonach die Füllung des Tracheensystems der Puppe durch Aufnahme atmosphärischer Luft mittels der Nackenrohre geschieht (p. 108), auf die einfachste Weise widerlegt.

b) Experimente mit Puppen.

Ich wollte sicher feststellen, ob bei der Verpuppung eine Abscheidung von Gas erfolge, und ich hoffe das dadurch erreicht zu haben, daß ich Tiere sich verpuppen ließ, deren Tb. ich künstlich ihres Luftinhalts beraubt hatte.

Dazu bediente ich mich der in Abschnitt IIIe geschilderten Methode des Zersprengens durch Unterdruck, und es ergab sich, daß an einer wirklichen Ausscheidung von Luft kurz nach der Verpuppung kein Zweifel sein kann. Der folgende Versuch gelang am besten.

Versuch 48.

11. Juni. Larve in der 4. Haut. Alle 4 Tb. platzten bei Unterdruck, die Luft verschwand aus ihnen. Die Tracheencapillaren blieben sämtlich luftgefüllt.

23. Juni. Tier gesund, gut genährt. Tb. luftleer, eingestülpt.

24. Juni. 3 h 50′. Frisch verpuppt. Rechter Längsstamm und rechtes Ruderblatt luftgefüllt, linker Längsstamm erst in der Brust gefüllt, die Luftsäule wächst zusehends nach beiden Seiten hin. Die Nackenrohre füllen sich von ihrer Wurzel her (zentrifugal) mit Luft. Hufeisen leer.

4 h 10′. Nackenrohre zu $^3/_4$ proximal gefüllt. Längsstämme gefüllt, mit Ausnahme einer kurzen Strecke vor und hinter den Hb., welche nicht regelrecht abgeworfen sind und ein Hindernis zu bilden scheinen.

Linkes Ruderblatt noch nicht ganz gefüllt.

6 h 10′. Nackenrohre völlig gefüllt. Sonst alles ebenso.

Das Tier lebte noch bis 28. Juni. Das Hufeisen füllte sich nicht, wogegen das Tracheensystem dauernd gefüllt blieb. Im rechten Ruderblatt waren die Tracheen stark geschlängelt (s. u.).

Dieser Fall scheint mir zu beweisen, daß die Luft im Hufeisen nicht erst bei der Verpuppung erzeugt wird, sondern aus den Tb. stammt, daß dagegen die Luft im Tracheensystem und besonders in den Nackenrohren mit den Tb. nichts zu tun hat. Es scheint mindestens 2 luftabscheidende Partien im Körper der Puppe zu geben, eine in der Brustregion und eine hinter den Hb., vielleicht an derselben Stelle, von der aus die erste Füllung der Tb. erfolgt.

Einige meiner Versuche mit Puppen verdienen vielleicht noch Erwähnung. Es handelt sich hauptsächlich um Anwendung veränderten Drucks.

Bei der Puppe gibt es ein vorzügliches Mittel, zu erkennen, welch ein Druck im Innern des Tracheensystems herrscht. Steigt dieser Druck nämlich höher als der der Umgebung, so schlängeln sich die vorher ziemlich gestreckten Längsstämme und bei sehr starkem Überdruck im Tracheensystem auch die feineren Zweige. Diese Schlängelung kommt genau wie die Einrollung der Tb. dadurch zustande, daß wohl die Zwischenschicht, nicht aber die Spiralfäden dehnbar sind und daher eine Verlängerung der Tracheen erfolgen muß.

Diese Beobachtung wurde mir bei den Unterdruckversuchen recht wertvoll. Ehe ich aber zu deren Beschreibung übergehen kann, muß ich noch einiges über das Nackenrohr sagen.

Trotz der Angaben WEISMANN's und MEINERT's halte ich das Nackenrohr für geschlossen. Ob sich das vielleicht kurz vor dem

Schlüpfen der Imago noch ändert, habe ich allerdings nicht untersucht. Meine Ansicht stützt sich auf Beobachtungen an isolierten Nackenrohren bei Unterdruck. Bringt man ein Nackenrohr nebst Wurzel und anhängenden Tracheen in die Druckkammer und erniedrigt den Druck, so tritt zunächst weder aus der Spitze noch aus dem proximalen Ende Luft aus.

Die Wand der Nackenrohre muß außerordentlich starr sein, denn sie ändern ihre Form und Größe durchaus nicht, weder bei Unter- noch bei Überdruck. Erreicht dagegen der Unterdruck eine gewisse Stärke, so platzen die Nackenrohre, und es tritt in der Regel am Proximalende, in selteneren Fällen aber auch an der Spitze Luft aus.

Ein Abschluß besteht also nicht nur an der Spitze, sondern, wenigstens bei isolierten Nackenrohren, auch gegen den Körper hin und zwar genau an der Stelle, wo das Rohr aus dem Körper hervortritt. Ist dieser Verschluß einmal geplatzt, so pflanzt sich jede kleinste Druckänderung in das Innere des Nackenrohres fort, was man sehr gut sehen kann, wenn es halb mit Luft, halb mit Wasser gefüllt ist. Ist dagegen an der Spitze eine Luftblase ausgetreten, so scheint der Spalt sich sofort wieder zu schließen.

Diese Befunde sind ziemlich interessant. Die Vorfahren der *Corethra* hatten vermutlich ebenso wie *Culex* offene Nackenrohre zur direkten Aufnahme atmosphärischer Luft. Als sich *Corethra* nun an ein mehr pelagisches Leben gewöhnte und die Puppe gleich der Larve im Wasser zu schweben anfing, wurde die Öffnung überflüssig und schloß sich wieder, ist aber wenigstens noch in der Anlage vorhanden und, wie wir gesehen haben, auf Umwegen sichtbar zu machen. Die Entwicklung hat also den zuerst eingeschlagenen Weg wieder verlassen, und die Nackenrohre von *Corethra* stehen auf einem Stadium, das sie vielleicht schon einmal innehatten. Denn vermutlich haben sich die dorsalen Thoraxanhänge der Culiciden aus einer Art von Tracheenkiemen entwickelt, und diese müssen natürlich zuerst geschlossen gewesen sein.

Die Funktion der Nackenrohre hat, wie Wesenberg sehr klar auseinandersetzt, gewechselt. Sie sind aus Respirationsorganen zu Schwebapparaten geworden. Allerdings möchte ich nicht glauben, daß sie ganz ohne Bedeutung für den Gaswechsel sind, denn ihre Wand ist für Luft, wie es scheint, besonders durchlässig. Das schließe ich daraus, daß Puppen, welche man in luftarmes Wasser setzt, ganz zerknitterte und zusammengefallene Nackenrohre bekommen, während

die Luft aus den Längsstämmen und besonders aus dem Hufeisen nur sehr langsam verschwindet.

In derselben Weise fallen übrigens die Nackenrohre der Tiere bei starkem Überdruck zusammen. In isolierte Nackenrohre dringt bei Überdruck von ca. 40 cm Hg plötzlich von der Wurzel her Wasser ein.

Setzt man nicht bloß ein Nackenrohr, sondern die ganze Puppe unter verminderten Druck, so bekommt man eine Fülle merkwürdiger Erscheinungen. Die Puppe wird zu leicht, da ihre Luftvorräte sich dehnen, und die Nackenrohre schlagen in der Mittellinie des Körpers zusammen. Dies beruht darauf, daß, wie erwähnt, die Rohre da, wo sie den Körper verlassen, gekrümmt und mit Spiralfäden versehen sind. Die Krümmung wird nun durch den inneren Druck stärker, genau wie wir es bei den Tb. der Larve gesehen haben.

Bei Erhöhung des äußeren Druckes spreizen sich die Nackenrohre sofort wieder voneinander wie die Blättchen eines Elektroskops bei Erhöhung des Potentials.

Noch besser als hieran läßt sich die Steigerung des Druckes an den stark geschlängelten Längsstämmen erkennen (s. o.). Ist der Unterdruck aber nicht gar zu schwach, so bleibt es nicht bei diesen Symptomen, sondern durch die Öffnung, welche das Hufeisen mit der Außenwelt verbindet, treten Luftbläschen aus.

Dies ist nun ein eigenartiger Vorgang. Es tritt nicht etwa nur so viel Luft aus, als im Innern des Tieres jetzt zuviel enthalten ist, sondern ein fortwährender Strom von Bläschen perlt an den Seiten des Tieres empor. Man sieht unter dem Mikroskop, daß die Luft zunächst aus den Stigmen des 4. Segments in das Hufeisen abgegeben wird, und zwar etwa jede Sekunde ein kleines Bläschen.

Worauf ich Wert legen möchte, ist, daß die Abscheidung gegen einen gewissen Druck erfolgt. Denn die Längsstämme sind, wie erwähnt, stark geschlängelt und die Schlängelung geht immer für einen Augenblick etwas zurück, wenn eine Luftblase austritt. Ebenso klappen die Nackenrohre beim Austreten jeder Blase etwas auseinander.

Der Bläschenstrom tritt nur in lufthaltigem Wasser auf, und schon dadurch ist es deutlich, daß es sich um eine Luftblasenabscheidung aus dem umgebenden Wasser handelt. Sie wird größtenteils physikalische Ursachen haben, denn auch durch Hitze getötete Puppen geben Bläschen ab, allerdings nicht so stark wie lebendige.

Offenbar ist die Erscheinung eng verwandt mit der „Gasblasen-

bildung" der Larven (Abschnitt IIf), die freilich, wohl wegen der geringeren Ausdehnung des Tracheensystems, wesentlich schwächer ist.

Ist der Unterdruck stark genug, so kommt es bei einigen Individuen zum Aufreißen des Spaltes in der Spitze der Nackenrohre, und die Luftbläschen steigen dann aus den Spitzen der Rohre auf. Gewöhnlich kommen nur aus einem Nackenrohr Luftblasen, wie denn auch meist von den beiden Stigmen nur eins offen ist. Wie es scheint, ist einer der Längsstämme manchmal verstopft.

Versuch 49.

Eine Puppe gab bei Unterdruck lebhaft Luftblasen ab, aber nur aus dem rechten Stigma des 4. Segments. Aus den Nackenrohren kam keine Luft.

Die Spitzen beider Nackenrohre abgeschnitten und nochmals Unterdruck hergestellt: der ganze Bläschenstrom kam aus dem rechten Nackenrohr. Der rechte Längsstamm war kaum geschlängelt und streckte sich jedesmal, wenn eine Luftblase austrat, der linke war stark und dauernd geschlängelt.

Ich gehe nun noch kurz auf die hydrostatische Regulation der Puppen ein. Krogh sagt, die Puppe sei nicht imstande, bei verändertem Druck wieder ins Gleichgewicht zu kommen. Das ist richtig, wenn es sich um größere Druckänderungen handelt. Ist die Schwankung des Druckes aber nur gering (bis zu einigen cm Hg), so vermag die Puppe sehr wohl und zwar außerordentlich rasch zu regulieren.

Um den Druck genauer regeln zu können, benutzte ich nicht Quecksilber, sondern eine Wassersäule zu seiner Erzeugung. Es ist auffallend, welch geringe Druckänderungen bereits auf die Puppe Einfluß haben. Schon eine Erniedrigung des Druckes um 10 cm H_2O läßt sie so leicht werden, daß sie in etwa 25 Sek. 1 cm steigt.

Der Grund für diese viel größere Beeinflußbarkeit liegt natürlich darin, daß die Luft nicht wie bei der Larve in starren Behältern eingeschlossen ist, welche einen großen Teil des Druckes abhalten, sondern nahezu ungehindert mit der Außenwelt kommuniziert. Dazu kommt, daß auch die geringste Druckerniedrigung eine Abscheidung von Gas aus dem umgebenden Wasser ins Tracheensystem bewirkt.

Die Puppe antwortet auf die Gewichtsverminderung mit einigen kurzen Schlägen des Schwanzfächers, und binnen einer Minute, oft aber noch viel schneller, ist sie gewöhnlich wieder im Gleichgewicht und schwebt in derselben Höhe wie zuvor.

Ich habe den Regulationsmechanismus der Puppe nicht unter-

sucht, glaube aber, die Regulation kommt einfach dadurch zustande, daß das Tier, wenn es zu leicht wird, seine Flügel und Beine fester an den Körper anpreßt und dadurch den Luftraum des Hufeisens wieder verkleinert. Die Flügelmuskeln sind schon sehr gut ausgebildet, so daß dieser Annahme morphologisch wohl nichts im Wege stände. Wird die Puppe zu schwer, so kann sie umgekehrt durch Auseinanderspreizen der Brustanhänge den Luftraum vergrößern.

Ist die Druckänderung zu groß, so reicht diese Einrichtung natürlich nicht aus, und die Regulation unterbleibt. Da aber im Leben der Puppe, die weder Nahrung aufnimmt noch Stoffwechselprodukte abgibt, keine wesentlichen Gewichtsschwankungen vorkommen werden, so hat sie auch keine so vollkommenen Einrichtungen nötig, wie wir sie in den wachstumsfähigen Tb. der Larve kennen gelernt haben. Jedoch Gewichtsänderungen, die sich in geringen Grenzen halten, vermag sie besser und vor allem schneller als die Larve zu kompensieren, und tatsächlich schweben die Puppen buchstäblich regungslos im Wasser, ohne anders als durch Strömungen zu steigen oder zu sinken. Krogh nennt die Puppe „a living Cartesian diver". Sie ist aber eigentlich mehr als das, sie ist, um im Bilde zu bleiben, ein Cartesianischer Taucher mit automatischer Regulierung.

Als Beweis für ihre Regulationsfähigkeit führe ich hier noch einen Versuch an, in dem ich die Verminderung des Gewichts absichtlich nicht durch Unterdruck, sondern durch Hinzufügen von Seewasser zu dem Wasser, worin sich die Tiere befanden, erreichte. Die Gleichgewichtsstörung, die dabei eintritt, ist erheblich und merkwürdigerweise bei den Puppen deutlich größer als bei den Larven. Das kann an der für Vertikalbewegungen günstigen Form der Puppe, aber auch an ihrem größeren Volumen gelegen haben.

Versuch 50.

4 h. 5 Gläser (A—E) enthielten Mischungen von Süßwasser mit 10—50 % Nordseewasser. In jedes Glas wurden 3 Larven und 3 Puppen eingesetzt. Sämtliche Tiere wurden sofort zu leicht und machten Abwärtsbewegungen.

4 h 2′. In Glas A sind 2 Puppen bereits wieder im Gleichgewicht, auch die dritte erlangt plötzlich ihr Gleichgewicht wieder.

4 h 15′. Die folgende Tabelle ist eine Übersicht über die ungefähre Steiggeschwindigkeit in den 5 Gläsern. Die Zahlen geben an, in wieviel Sekunden die Tiere 1 cm steigen. Zu bemerken ist, daß die Puppen in Glas B zuerst schneller stiegen und bereits nach Möglichkeit reguliert haben.

Glas	Seewassergehalt	Puppen	Larven
A	10 %	—	8
B	20	8	7
C	30	3	5
D	40	2	4
E	50	1—2	3—4

4 h 40′. A: Alle Puppen im Gleichgewicht. B: Eine Puppe fast im Gleichgewicht. Larven in allen Gläsern zu leicht.

6 h 20′. In A alle Puppen, in B eine im Gleichgewicht. Alle anderen Tiere zu leicht, die Larven steigen mit der gleichen Geschwindigkeit wie 4 h 15′.

V. *Mochlonyx.*

Ich wollte eigentlich eine Art Ergänzung zu meinen Untersuchungen liefern, indem ich das Gefundene an den Larven von *Mochlonyx* nachprüfte. Mancherlei mußte sich an diesen Tieren besser entscheiden lassen, da ihr Tracheensystem viel stärker ausgebildet ist. Aber das, wie es scheint, etwas seltene Auftreten der *Mochlonyx* machte es mir nicht möglich, sie so eingehend zu studieren, wie ich geplant hatte. Nur einmal, nämlich am 12. Juni, fand ich einige noch ziemlich junge Larven von *Mochlonyx*, zusammen mit einer ungeheuren Menge von *Culex*- und *Corethra*-Larven. Diesen Fang habe ich nach Möglichkeit ausgenutzt.

Mochlonyx steht, wie man gewöhnlich sagt, zwischen *Culex* und *Corethra*. Die Larve schwebt wagerecht im Wasser und lebt von Raub, ist aber dem Aussehen nach *Culex* recht ähnlich. Der Körper ist gedrungen, Brust und Kopf breit und kurz. Die Antennen stehen an der Basis weit auseinander und sind einwärts gerichtet. An der Stirn finden sich 2 lange, hirschhornartige Fortsätze, die vielleicht den „Plättchen“ entsprechen.

Die Farbe ist viel dunkler als bei *Corethra*, obwohl immer noch heller als bei *Culex*. Besonders war das Chitin der Kopfkapsel bei meinen Tieren dunkel graubraun.

Das 11. Segment trägt ein dünnes, aber langes Atemrohr, das 12. ist wie bei *Culex* ventral umgebogen, es besitzt zwar einen Fächer von langen Borsten, aber diese sind nicht gefiedert, sondern eher gefingert zu nennen und viel schlaffer als bei *Corethra*.

Die Larve schwebt vermöge der 4 Erweiterungen, welche die Längsstämme besitzen. Diese Erweiterungen liegen in der Brust und im 10. Segment und entsprechen natürlich den Tb. der *Corethra*. Sie sind lang und schmal, kaum von den Längsstämmen der Tracheen

abgesetzt und durchaus nicht gekrümmt. Ihre Matrix ist auffallend dick. Schwarzes Pigment fand ich nie auf ihnen, es sind zwar Pigmentzellen vorhanden, aber so schwach hellbraun, daß man sie nicht leicht sieht.

Die Längsstämme sind gut ausgebildet, ziemlich dick und mit Spiralfäden versehen. Sie sind völlig mit Luft erfüllt und erstrecken sich bis in die Spitze des Atemrohres. Das Tracheensystem ist überhaupt außerordentlich gut entwickelt, besonders unter der Haut, und das steht gewiß in Zusammenhang mit dem lebhaften Stoffwechsel und den häufigen Körperbewegungen.

Die Bulbi sind angedeutet durch eine schwache, nicht kugelförmige Anschwellung der Längsstämme, die Anordnung der Tracheen entspricht, soweit ich gesehen habe, vollkommen den bei *Corethra* gefundenen Verhältnissen.

Mochlonyx ist meist nicht so gut im Gleichgewicht wie *Corethra*, sondern gewöhnlich etwas zu leicht. Sie hält sich auch gern in der Nähe der Oberfläche auf, obwohl ich sie selten wie *Culex* mit dem Atemrohr darangehängt fand.

Ich hätte gern genau gewußt, ob *Mochlonyx* von der atmosphärischen Luft abhängig ist, und schloß zu diesem Zweck 3 Larven durch Planctongaze von der Wasseroberfläche ab. Sie gingen binnen 12 Stunden ein, aber da mir auch von den Kontrolltieren einige starben, so bin ich nicht sicher, ob sie nicht anderen Schädigungen zum Opfer fielen. Jedenfalls ist aber das Atemrohr, wie ich noch zeigen werde, als offen anzusehen und dient sicher gelegentlich, wenn auch nicht in der Regel, zur Aufnahme von Luft.

Die Tb. von *Mochlonyx* sind gegen die Längsstämme in keiner Weise abgeschlossen, sondern geben z. B. bei Unterdruck sogleich Luft an diese ab. Man erhält daher auch keine Dehnung der Tb. wie bei *Corethra*. Abweichend verhielt sich eine *Mochlonyx*, die kurz vor der Häutung stand. Ihre Tb. waren verschlossen und dehnten sich daher bei Unterdruck.

Diese Versuche wurden mit isolierten Tb. angestellt. Bringt man das ganze Tier unter verminderten Druck, so gibt es sofort Luft aus der Spitze des Atemrohres ab, und zwar nicht ruckweise, sondern kontinuierlich. Die Stigmen im 11. Segment sind also offen, und es kommt daher hier auch nicht zu einer Schlängelung der Längsstämme durch inneren Überdruck.

Einige *Mochlonyx* habe ich 1—2 Wochen unter täglicher Beobachtung halten können, und es zeigte sich dabei, daß die Tb. in

derselben Weise wie bei *Corethra*, ja infolge ihrer geringen Dicke noch stärker, in die Länge wachsen, wenn das Tier gefressen hat. Bekommt es keine Nahrung, so gehen sie in der Länge zurück.

Einmal habe ich eine Häutung durch Messung festhalten können und dabei festgestellt, daß auch hier die Tb. sich stark verkürzen und verdicken. Die alten Häute der Tb. bleiben wie bei *Corethra* in den neuen liegen, was übrigens hier auch von Meinert beobachtet worden ist.

Ich gebe kurz einige Daten über das Tier an, das ich am längsten unter Beobachtung halten konnte.

Versuch 51.

13. Juni. Kopf und Brust 1597 μ. rv. 481 μ, rh. 470 μ.

14. Juni. 9 h 35'. Kopf und Brust 1685 μ. Vordarm voll. Häutung steht bevor. Dicke der Längsstämme 15 μ. rv. 604 μ, Dicke 179 μ; rh. 492 μ, Dicke 134 μ.

12 h 35'. rv. 556 μ, rh. 481 μ.

15. Juni. Gehäutet (letzte Larvenhaut). Kopf und Brust 1732 μ. Dicke der Längsstämme 34 μ, rv. 319 μ, Dicke 280 μ, rh. 246 μ.

Tb. birnförmig kontrahiert, alte Blasenwände durchschimmernd.

16. Juni. rv. 380 μ, rh. 252 μ.

17. Juni. rv. 492 μ, rh. 324 μ.

20. Juni. rv. 710 μ, rh. 543 μ.

22. Juni. Nackenrohre schon ziemlich weit entwickelt. rv. 882 μ, rh. 819 μ.

23. Juni. Kopf und Brust 2110 μ, rv. 976 μ, rh. 945 μ.

24. Juni. Verpuppt. Tracheen des Schwanzfächers erst proximal mit Luft gefüllt. Tb. bei der Verpuppung mit abgeworfen, liegen auf der alten Haut.

27. Juni. Imago geschlüpft.

In einem anderen Falle hatte ich Gelegenheit, die Vorgänge im Tracheensystem unmittelbar nach der Häutung zu beobachten. Es zeigte sich, daß mit Ausnahme der Tb. alle Tracheen vorübergehend ihren Luftinhalt verlieren und sich mit Serum füllen. Das ist in der Hauptsache nur eine Bestätigung der Befunde von Meinert, der sogar mehrere Häutungen von *Mochlonyx* beobachtet hat. Da aber seine Versuchstiere fast alle krank gewesen zu sein scheinen (die meisten starben ihm kurz nach der Häutung) und da ich diese Vorgänge für recht wichtig halte, so will ich auch meine Erfahrungen wiedergeben:

Versuch 52.

13. Juni. 4 h 45′. Ganz frisch gehäutete Larve. Chitinteile des Kopfes noch weich und durchsichtig. Die Tb. sind noch nicht ganz fertig gehäutet, zwischen ihrer alten und neuen Wand befindet sich Serum. Die alten Tb. sind mit Luft gefüllt. Im übrigen ist das gesamte Tracheensystem luftleer.

4 h 50′. Die Tracheen in Kopf und Brust, soweit sie vor den Vb. liegen, sind mit Luft gefüllt; die Längsstämme füllen sich, von den Vb. nach hinten fortschreitend, langsam mit Luft. Man kann die Füllung unterm Mikroskop gut beobachten und sieht dann, daß sie in kurzen Rucken erfolgt. Die Seitenäste beginnen sich zu füllen, sobald die Füllung der Längsstämme bis zu ihrer Abzweigungsstelle vorgedrungen ist.

Die Luftsäule wuchs im linken Längsstamm schneller als im rechten und war schon fast bis zu den Hb. vorgedrungen, als der rechte Stamm kaum halb gefüllt war.

Ehe die Luftsäulen die Hb. erreicht hatten, ging von diesen, die noch nicht ganz fertig gehäutet waren (dh. noch Serum enthielten), je eine Luftsäule nach hinten und füllte die Längsstämme und ihre Verzweigungen im 11. und 12. Segment. Auch die Tracheen im Atemrohr wurden auf diese Weise, also von innen her, gefüllt. Der ganze Vorgang spielte sich unter Wasser ab.

14. Juni. Fertig gehäutet. Ganzes Tracheensystem luftgefüllt. Kopf und Brust 1213 μ (also vermutlich vorletzte Häutung?).

Das Tier starb am 16. Juni, machte aber bis zum Tage vorher keinen kranken Eindruck.

Meinert beschreibt, daß die Luft nachher wieder aus den Längsstämmen schwand. Da sie aber normalerweise stets luftgefüllt sind, so halte ich das für eine pathologische Erscheinung.

VI. Versuch einer Theorie der Atmung bei geschlossenem Tracheensystem.

Ein wesentlicher Unterschied der Säugetieratmung von der der Insecten besteht darin, daß die eingeatmete Luft bei ersteren in einen scharf abgegrenzten Blasebalg gerät, aus dem sie (bis auf $^1/_4$ ihres Volums) wieder ausgestoßen werden kann, während sie bei den Insecten in ein weit verzweigtes Röhrensystem kommt, welches sich sogar direkt bis in die äußersten Enden der Extremitäten und den Kopf erstreckt, so daß an eine gründliche Erneuerung des Gasinhalts durch die Atembewegungen nicht gedacht werden kann. Gerade die arbeitenden Organe, wie die Muskeln, das Hirn usw., würden auf diese Weise bald nur noch Stickstoff und Kohlensäure in ihren Tracheen enthalten.

Man kann vielleicht einen allgemeingültigen Satz daraus machen, daß so stark verzweigte Organsysteme wie die Blutgefäße bei den Wirbeltieren und die Tracheen bei den Insecten notwendig ein Strömen ihres Inhalts in einer bestimmten Richtung zur Voraussetzung haben müssen, um funktionsfähig zu sein. Die Atembewegungen der Insecten sind spätere Anpassungen an einen gesteigerten Stoffwechsel, und es muß ursprünglich auch ohne sie gegangen sein.

Daher glaube ich, daß ein dauernder Strom frischer Luft durch die Tracheen fließt, und zwar zentripetal, d. h. von der Außenwelt zu den Organen. Ferner nehme ich im Gegensatz zur herrschenden Ansicht an, daß die gasförmigen Stoffwechselprodukte (Kohlensäure) nicht wieder in die Tracheen abgeschieden, sondern vom Blute fortgespült und anderweitig aus dem Körper entfernt werden.

Eine sehr wertvolle Bestätigung für diese Theorie fand ich in einer 1913 erschienenen Abhandlung Krogh's, worin nachgewiesen ist, daß die Tracheen in den Beinen der Heuschrecke viel weniger CO_2 enthalten, als man nach dem Defizit an O_2 erwarten sollte. Der Verfasser sagt denn auch am Schlusse seiner Arbeit ausdrücklich, daß „a large part of the CO_2 formed in the tissues must be carried away by other means than through the tracheae".

Eine weitere Stütze findet meine Auffassung vielleicht durch einen von Babák (p. 89) beschriebenen Versuch. Dieser Forscher unterband *Culex*-Larven das Atemrohr mit einem Seidenfaden und beobachtete, daß die Tracheenlängsstämme ganz platt und bandförmig wurden. Das geschah auch in durchlüftetem Wasser. Hieraus geht wohl klar hervor, daß die verbrauchte Luft nicht wieder in die Tracheen abgeschieden wurde.

Leider erwähnt Babák mit keinem Worte, daß die Tracheen von *Culex* auch normalerweise schon platte Bänder sind. Ich nehme aber an, daß er mit jüngeren Larven gearbeitet hat, bei denen die Längsstämme noch so rund und prallgefüllt sind, wie er es in seiner fig. 1 darstellt.

Auch Babák kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu einer Vermutung, der ich mich gern anschließe. Er spricht sie allerdings nicht im Text selber, sondern nur in dem englischen Summary (p. 90) aus: „The living wall of the air-tube is probably an active instrument in the normal ventilation of the trachea."

Allgemein läßt sich also vielleicht sagen, daß die Endigungen der Tracheen (ob durch Vermittlung von Endzellen, ist eine Frage

für sich) Sauerstoff an die Organe abscheiden, ohne dafür Kohlensäure einzutauschen.

Diese Annahme möchte ich für alle Insecten, auch die mit offenem Tracheensystem, gelten lassen. Bei geschlossenem Tracheensystem muß, damit ein Strom zustande kommt, zugleich fortwährend Luft aus der Umgebung in die Tracheen abgeschieden werden, welche unter der Haut liegen. Man könnte sich das so vorstellen, daß infolge des Verbrauches von O_2 durch die Organe ein Druckgefälle für Sauerstoff besteht und dieser daher dauernd aus der Umgebung in die Tracheen strömen muß.

Es scheint aber, als wenn eine aktive Abscheidung von Gas aus dem umgebenden Wasser existierte, und ich möchte kurz noch einmal die Fälle aufzählen, in denen etwas derartiges zugrunde zu liegen schien.

Am auffälligsten war in dieser Beziehung wohl die erste Füllung der Tb. bei den frischgeschlüpften Corethren (Abschnitt IIIb), wo sich außerdem unzweifelhaft feststellen ließ, daß das Gas aus dem umgebenden Wasser stammte.

Ferner gehört hierher die Füllung der Tracheen bei der 3. Häutung (Abschnitt IIId), die in zweifelsfreier Weise außerdem bei *Mochlonyx* beobachtet wurde (Teil V). Der gleiche Vorgang liegt offenbar auch zugrunde bei der Füllung des Tracheensystems der Puppe (Teil IV).

In allen diesen Fällen handelte es sich indessen mehr um die Abgabe einer, wie es scheint, schon vorher aufgespeicherten Luftmasse (bei der ersten Füllung der Tb. war die Speicherung sogar experimentell nachweisbar) als um eine dauernde Abscheidung von Luft durch die unter der Haut liegenden Tracheenäste, wie es zur Atmung nötig wäre.

Eine solche Abscheidung sahen wir dagegen unter vermindertem Druck bei den Puppen auftreten und einen Strom kleiner Luftbläschen erzeugen, die unter den Flügeln hervorquollen (Abschnitt IVb). Derselbe Vorgang, wenn auch viel schwächer, lag offenbar der Bildung von „Gasblasen“ bei Larven mit geplatzten Tb. zugrunde (Abschnitt IIf). Und etwas Ähnliches hatten wir schließlich in den wenigen Fällen einer Neufüllung künstlich geleerter Blasen (Abschnitt IIIe).

Da mir der kontinuierliche Bläschenstrom bei Unterdruck biologisch nicht unwichtig schien, so bin ich diesem Phänomen auch bei einigen anderen Wasserinsecten nachgegangen.

Am schönsten ist die Erscheinung bei den Larven von *Cloeon* zu sehen. Ein ganz geringer Unterdruck genügt dort, um aus den Bruststigmen einen äußerst lebhaften Strom feiner Luftbläschen hervorperlen zu lassen, der an den Blasenstrom einer Durchlüftung erinnert. Die Abscheidung beginnt bereits, ehe sich an den Wänden des Gefäßes Luftbläschen absetzen, und geht mit einer starken Schlängelung der Tracheen einher. Es ist auffällig, daß gewöhnlich nur durch das Stigma der einen Seite Blasen aufsteigen. In einem Falle beobachtete ich, daß der Blasenstrom bald aus dem einen, bald aus dem anderen Stigma hervorkam und zwar immer aus dem, das gerade am höchsten lag. Außerdem war stets deutlich zu beobachten, daß der Blasenstrom viel intensiver wurde, wenn das Tier mit den Kiemenplättchen zu beiden Seiten seines Körpers schlug.

Ganz ebenso traten bei *Agrion*-Larven aus den Bruststigmen Blasen aus, nur waren sie größer und weniger zahlreich. Nach Abschneiden des Kopfes kamen sehr viele kleine Blasen aus den durchschnittenen Tracheen. Auch der dreiteilige Schwanzfächer schied, als ich ihn abschnitt, eine Menge Blasen ab.

Bei *Agrion* übrigens war eine Erscheinung besonders deutlich, die ich auch sonst bei den verschiedensten Insecten beobachtet habe. Sowie der Unterdruck einsetzt, beginnt das Tier mit seinen typischen Atembewegungen, so z. B. in diesem Falle mit seitlichem Pendeln des Hinterleibes. Ich habe es geradezu als ein bequemes Mittel erkannt, Insectenlarven, deren Atembewegungen ich kennen lernen wollte, in Unterdruck zu bringen. Da das Wasser bei Unterdruck seine gelösten Gase leichter abgibt und die Sauerstoffversorgung beim Durchgang des Bläschenstromes geradezu glänzend genannt werden muß, so ist diese Reaktion eigentlich nicht recht zu verstehen, denn man sollte in diesem Falle gerade eine Herabsetzung des Atmungsbedürfnisses erwarten.

Dieselbe Erscheinung wiederholte sich z. B. auch bei den Larven von *Libellula*. Die Bläschen kamen hier nahe der dorsalen Mittellinie des Thorax hervor, und zwar beiderseits.

Zu bemerken ist noch, daß man bei *Cloeon*-Larven (und auch bei *Culex*-Larven) in Unterdruck auffallend viele Luftblasen sich am Munde bilden sieht.

An diesen Stichproben möchte ich mir genügen lassen, denn es sind im Leipziger Zoologischen Institut bereits Untersuchungen im Gange, die hoffentlich zu der richtigen Erklärung und biologischen Verwertung dieses Phänomens führen und vor allem auch darüber

Aufschluß geben, inwieweit der Vorgang durch das Vorhandensein lebenden Plasmas bedingt oder gesteigert wird.

Leider bin ich mit der Kapillarphysik zu wenig vertraut, um zu entscheiden, worauf das Auftreten des Bläschenstroms beruht. Es scheint mir keineswegs ausgeschlossen, daß es sich um eine einfache Oberflächenwirkung handelt. Ich wiederhole aber, daß diese Erscheinung, mag sie nun rein mechanisch erfolgen oder an die lebende Zelle gebunden sein, nicht ohne einen starken Einfluß auf den Gaswechsel der wasserlebenden Insecten sein kann. Besteht einmal die Fähigkeit, die im Wasser gelösten Gase ins Lumen der Tracheen abzuscheiden, so wird diese Abscheidung auch bei normalem Druck (obwohl natürlich schwächer) erfolgen müssen. Der Unterdruck kann doch keine andere Wirkung haben, als den Vorgang zu verstärken, indem er das Wasser zwingt, seine Gase abzugeben und ihn zugleich sichtbar zu machen, da er das Wasser verhindert, die aus den Stigmen hervorkommenden Blasen sogleich wieder zu lösen.

Allerdings glaube ich nicht, daß der Strom normalerweise denselben Weg nimmt wie in meinen Versuchen, denn ich sagte schon, daß die in den Organen erzeugte Kohlensäure wahrscheinlich überhaupt nicht wieder in die Tracheen gelangt, sondern vom Blute fortgeschwemmt und auf anderem Wege, bei manchen Wasserinsecten vielleicht durch Mund und After (in gelöster Form), abgegeben wird. Das Blut der Insecten würde auf diese Weise wenigstens an der Ausatmung teilnehmen.

VII. **Ergebnisse.**

1. Die Schwimmblasen sind im 3. und 10. Segment vor der Abzweigungsstelle des Stigmenastes in die Tracheenlängsstämme eingeschaltet (Fig. A). Diese sind nicht solid, sondern hohl und schon am 1. Lebenstage funktionsfähig (IIb u. IIIb).

2. In der letzten Larvenhaut besitzen die Längsstämme je 3 regelmäßige Anschwellungen („Bulbi“) (IIb, Fig. A u. D).

3. Die Nackenrohre der Puppe sind Anhänge des Mesothorax und entstehen aus einer gewöhnlichen Trachee (IIb, Fig. A u. F). Sie sind bei *Corethra* sekundär geschlossen (IVb).

4. Die Blasenwand ist stark hygroskopisch, und zwar ist es weniger der Spiralfaden als die Zwischenschicht („Trachein“), die durch Aufnahme von Wasser quillt (Fig. G). Ein im Blut gelöster

Stoff scheint die Quellung zu befördern. Nach dem Tode und bei kranken Tieren quellen die Blasen (IIc).

5. Die Blasenwand ist für Luft durchlässig (IIc u. e).

6. Die von Krogh gefundene Regulation des Schwebvermögens bei verändertem Druck erfolgt automatisch durch Diffusion von Gas durch die Blasenwand (IId).

7. *Corethra* ist gegen Luftmangel und Gifte außergewöhnlich widerstandsfähig (IIe u. g).

8. Bei Unterdruck bilden sich nach Zerreißen der Blasenwand große Gasmengen im Körper. Sie kommen durch Vermittlung der Tracheencapillaren aus dem umgebenden Wasser (IIf).

9. Die erste Füllung der Schwimmblasen mit Luft geschieht im Verlauf einer vorübergehenden Füllung des gesamten Tracheensystems (Fig. L). Diese Füllung geht von einem Zentrum in der Nähe der rudimentären Stigmen des 11. Segments aus. Das dabei verwandte Gas wird aus dem umgebenden Wasser aufgespeichert und plötzlich abgeschieden. Bei Überdruck wird mehr, bei Unterdruck weniger Gas als normal in die Schwimmblasen abgeschieden (IIIb).

10. Der Verpuppung gehen 4 Larvenstadien voraus (IIIc).

11. Die Intima der Schwimmblasen wird bei jeder Larvenhäutung erneuert (Fig. M u. N). Die alte Intima bleibt dabei in der neuen liegen und zerfällt (Fig. O). Die neuen Blasen sind viel kürzer und dicker als die alten (Fig. M), das Volum ist nicht gewachsen (IIId).

12. Die Schwimmblasen wachsen von einer Häutung bis zur anderen um rund 100%. Dieses Wachstum geschieht durch Quellung der Blasenwand (IIId).

13. Diese Quellung erfolgt nur, wenn die Tiere zu schwer sind, also in der Regel nach Nahrungsaufnahme. Die beiden Blasenpaare wachsen unabhängig voneinander (IIId).

14. Die Blasen hungernder Tiere verkleinern sich (IIId).

15. Zerstört man ein Blasenpaar, so stellt sich das Schwebvermögen durch verstärktes Wachstum des anderen wieder her (IIId).

16. Bei der letzten Larvenhäutung füllen sich die Tracheenäste und vorübergehend die Längsstämme (IIId). Die Füllung erfolgt zentrifugal (vgl. V. *Mochlonyx*).

17. Durch Abscheidung von Luft aus den Tracheencapillaren kann eine teilweise Neufüllung künstlich geleerter Blasen erfolgen (IIIe).

18. Das Tracheensystem der Puppe einschließlich der Nackenrohre füllt sich zentrifugal (IVa u. b; Fig. Q).

19. Die Puppe vermag schwache Gewichtsänderungen sofort zu regulieren (IVb).

20. Bei Unterdruck gibt die Puppe einen Strom von Luftblasen aus den Stigmen des 4. Segments ab (IVb). Auch Larven anderer Insecten geben solchen Luftstrom (VI).

21. *Mochlonyx* verhält sich in bezug auf Wachstum und Häutung der Schwimmblasen wie *Corethra* (V).

22. Durch die Tracheen der Insecten scheint die Luft dauernd in einer Richtung zu fließen, nämlich von der Außenwelt zu den Organen (VI).

Literaturverzeichnis.

Von den älteren Autoren gebe ich nur die wichtigsten an. Eine Zusammenstellung und kurze Kritik der älteren Arbeiten findet man bei Meinert.

1851. Leydig, F., Anatomisches und Histologisches über die Larve von Corethra plumicornis, in: Z. wiss. Zool., Vol. 3, p. 435.

1866, Weismann, A., Die Metamorphose der Corethra plumicornis, ibid., Vol. 16, p. 45.

1872. Pouchet, G., Développement du système trachéen de l'Anophèle (Corethra plumicornis), in: Arch. Zool. expér., Vol. 1, p. 217.

1877. Palmén, Zur Morphologie des Tracheensystems, Helsingfors.

1883. v. Wielowiejski, Über den Fettkörper von Corethra plumicornis und seine Entwicklung, in: Zool. Anz., Jg. 6, p. 318.

1884. Macloskie, The structure of the tracheae of Insects, in: Amer. Natural., Vol. 18, p. 567.

1886. Meinert, De eucephale Myggelarver, Kopenhagen.

1911. Krogh, On the hydrostatic mechanism of the Corethra Larva etc., in: Skandinav. Arch. Physiol., Vol. 25, p. 183.

1912. Babák, Zur Physiologie der Atmung bei Culex, in: Intern. Revue Hydrobiol., Vol. 5, p. 81.

1913. Krogh, On the composition of the air in the tracheal system of some Insects, in: Skandinav. Arch. Physiol., Vol. 29, p. 29.

1914. Wesenberg-Lund, Bidrag til nogle Myggeslægters Biologi særlig Mochlonyx og Corethra's, Kopenhagen.

Lebenslauf.

Mein voller Name ist: Gerhard Hermann Robert Ernst Ludwig v. Frankenberg und Ludwigsdorf. Ich bin evangelisch-lutherischer Konfession. Geboren wurde ich zu Braunschweig am 12. Oktober 1892 als Sohn des Stadtrats Hermann v. Frankenberg. Dort besuchte ich von Ostern 1898—1902 die I. mittlere Bürgerschule und darauf 9 Jahre das Herzogliche Wilhelm-Gymnasium, das ich Ostern 1911 mit dem Zeugnis der Reife verließ.

Dann studierte ich bis Herbst 1912 in Heidelberg, im Wintersemester 1912—1913 an der Technischen Hochschule zu Braunschweig und seitdem in Leipzig die Naturwissenschaften. Am 8. August 1914 trat ich als Kriegsfreiwilliger beim Infanterie-Regiment No. 92, Braunschweig, ein.

Ich besuchte Vorlesungen oder Praktika der folgenden akademischen Lehrer:

Heidelberg:

Bütschli, Curtius, Glück, Herbst, Klebs, Lauterborn, Lenard, Salomon, Uhlig.

Braunschweig:

Biehringer, Diesselhorst, Meyer, Nehring, Schultze, Stolley.

Leipzig:

Chun, Dittrich, Felix, Hantzsch, Hempelmann, Hölder, Klemm, Miehe, Seydel, Simroth, Spranger, Steche, Waentig, Wiener, Woltereck.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.